



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# **Sistemática y bioestratigrafía de los Paucituberculata [Mammalia, Marsupialia] del Cenozoico de América del Sur**

**Abello, María Alejandra**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Goin, Francisco Javier

Co-dirección: Vucetich, María Guiomar

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2007

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000025>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

**Sistemática y Bioestratigrafía de los Paucituberculata  
(Mammalia, Marsupialia)  
del Cenozoico de América del Sur**

VOLUMEN I

---

**Autora:**

María Alejandra Abello

---

**Director:**

Francisco Javier Goin

**Codirectora:**

María Guiomar Vucetich

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

LA PLATA - 2007 -

*A mis padres*

*y a mi compañero en la vida, Nicolás*

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a mis directores Francisco J. Goin y María Guiomar Vucetich quienes me guiaron en las distintas etapas del desarrollo de esta tesis. A mi Director F. Goin, quien me abrió las puertas de la División Paleontología de Vertebrados y me introdujo en el conocimiento de la diversidad de Metatheria sudamericanos jugando un rol fundamental en mi formación profesional.

A Rosendo Pascual, Jefe del Departamento de Paleontología de Vertebrados.

A Paula Bona, Carolina Vieytes y Adriana Candela por que me dieron la fuerza para seguir adelante en los momentos personales más difíciles que me tocaron vivir.

A Marcela Tomeo que, con su gran paciencia, se ocupó del diseño general de la tesis y del tratamiento digital de las imágenes.

A Cesar García Esponda por la lectura crítica de uno de los capítulos de la tesis.

A Cecilia Morgan y Cecilia Deschamps por la traducción del resumen. A Gabriel Martin, quien gentilmente me aportó información acerca de los paucituberculados vivientes. A Mariano Donato y Francisco (Pancho) Prevosti por resolver mis dudas sobre aspectos del análisis filogenético. A mis compañeros de la División Paleontología Vertebrados y Mastozoología quienes me ayudaron en distintos momentos, por su afecto y solidaridad: Marcelo Reguero, Laura Zampatti, Guillermo Lopez, Javier Gelfo, Pancho Prevosti, Cecilia Deschamps, Juan José Moly, Javier Posik, Analía Forasiepi, Mariano Merino y Cecilia Morgan.

Durante dos años visité, casi semanalmente, las colecciones de Paleontología de Vertebrados del Museo Bernardino Rivadavia, quiero agradecer especialmente al personal de la División Paleontología de Vertebrados con quienes compartí largas jornadas y de quienes recibí su afecto y apoyo: Alejandro Kramarz, Laura Chornogubsky, Laura Cruz, Fernando Chavez y Rodrigo Paz.

A Richard Madden, Richard Kay y Tood Rae quienes me facilitaron calcos de especímenes fundamentales para esta tesis.

Al Dr. M. Manceñido, la Dra. Cristina Scioscia y al Dr. Scillato-Yané, por su gentileza en brindarme su tiempo para resolver dudas acerca de la taxonomía y nomenclatura del grupo.

Al curador del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata, Alejandro Dondas, quien me facilitó el acceso a las colecciones de dicho museo. A los técnicos del microscopio electrónico Rafael Urrejola y Patricia Sarmiento.



A la National Science Fundation (EUA) que financió las campañas llevadas a cabo por personal del MLP-Duke a la Patagonia y que aportaron gran parte de los materiales aquí estudiados.

iv

Finalmente, agradezco especialmente a los integrantes del LASBE, Jorge Crisci, Edgardo Ortiz-Jaureguizar, Mariano Donato, Paula Posadas y Piero Marchioni, que me dieron el aliento necesario para finalizar esta tesis.

## ABSTRACT

Paucituberculata is an order of marsupials which has a long evolutionary history, developed exclusively in South America. The few species that represent this group nowadays are relatively generalized, small sized, and similar to placental insectivores of the Family Soricidae. They are grouped in the Family Caenolestidae and are distributed in three disjunctive areas along the Cordillera de los Andes, between Venezuela and southern Chile and Argentina. On the contrary, according to the paleontological record, the Paucituberculata were notably diverse and had a wide distribution in this continent.

The families Palaeothentidae and Abderitidae include the most derived species of paucituberculatans, characterized by the reduction of the anterior dentition, the presence of incipient to well-developed lophs (crests), and in the case of abderitids, the transformation of the first lower molar, or last premolar and first molar, in a very compressed and cutting structure, known as “plagiaulacoid” morphology. This type of dentition appeared independently in some multituberculate groups and plesiadapiform primates, as well as in other marsupial groups as the burramids.

The Paucituberculata have been long time considered more closely related to other South American marsupials, the Polydolopimorphia, with which they would have formed the monophyletic group “Pseudiprotodontia”. Today this hypothesis is slightly supported. “Pseudiprotodonty” or “pseudodiprotodonty” refers to the hypertrophy and procumbency of the first lower incisor, which appeared as a convergence in kangaroos and other related groups from Australasia. Recent phylogenetic analyses suggest that Didelphimorphia is the most closely related group to the Paucituberculata among South American marsupials.

Application of new prospecting and recovery techniques of very small fossils (*e.g.* sieving, picking) yielded materials suggesting much higher diversity of paucituberculates than previously known. In this thesis, 2800 specimens were studied, among which seven new species and two genera of Paucituberculata were recognized, all of them recovered from Early Miocene sediments of Patagonia. These collections allowed the current understanding of the dental morphology of the members of this order. The new specimens, most of which are represented by teeth with very scarce wear, permitted the recognition of structures so far unknown for some members of the group, as well as the reconsideration of the serial homology of incisors and cheek teeth. The analysis of all the lineages of Paucituberculata resulted in new hypotheses of primary homology. In this sense, the study of the molar pattern of basal Paucituberculata, all of them recently published, was essential.

Among the proposals of primary homology are the first incisor of the Paucituberculata with the I2/i2, and the recognition in the upper molars of the following elements of the tribosphenic pattern: anterolabial cusp= StB, posterolabial cusp= StC+D, anterolingual cusp= protocone, posterolingual cusp= metaconule, cusp lingual to StB = paracone, cusp lingual to StC+D and labial to metaconule= metacone. Establishing primary homologies was the key to elucidate the relationships among the different studied species.

According to the phylogenetic study (based on 75 characters and 57 species) the Paucituberculata comprise two main clades: Caenolestoidea and Palaeothentoidea. Caenolestoidea include a single family: Caenolestidae. Palaeothentoidea include three families: Pichipilidae, Abderitidae and Palaeothentidae, the latter with two subfamilies: Palaeothentinae and Decastinae.

The concept of many species has been reconsidered, and the diagnostic features have been enlarged. Among the most outstanding are *Acdestis owenii*, *Abderites meridionalis* and *Abderites crispus*. The concept of *Acdestis owenii* was restricted to the specimens from the Santacrucian s.s. together with new specimens collected in “Colloncuran” levels. The specimens from the “Pinturan” were the base for a new species of Decastinae. The concept of *Abderites meridionalis* was revised, concluding that neither *A. crispus* nor the specimens from the Friasian are included; these latter are the base for a new species of the genus. The group that most increased in knowledge especially of its diversity and evolution is the Caenolestidae. Three new species were described and it was confirmed the previous hypothesis that *Pliolestes* belongs to this group. Currently, the taxon most closely related to the living caenolestids -*Rhyncholestes raphanurus*, *Lestoros inca* and *Caenolestes fuliginosus*- is a new genus and species from the Early Miocene of central Patagonia.

The geographic and chronologic ranges of many extinct species have been enlarged: (1) geographic and temporal distribution of *Acdestis owenii* and *Abderites meridionalis*, and (2) geographic and in some cases also temporal distribution of *Abderites*, *Acdestis*, *Pitheculites*, *Stilotherium*, *Pilchenia*, *Titanothentes* and *Pichipilus*. The space-temporal distribution of the Decastinae suggests that their members are better biostratigraphic tools than Palaeothentinae.

The following main stages of the evolution of the Paucituberculata have been identified: (1) the origin of the order goes back at least to the Late Paleocene, when *Riolestes capricornicus* and *Dracolestes lacustris* are recorded; (2) the differentiation during the Middle Eocene of Caenolestoidea and Palaeothentoidea; (3) the origin of the main groups of non Pichipilidae palaeotentoids between the Early and Late Oligocene, with the record of *Pilchenia* and the first Abderitidae, Palaeothentidae and Decastinae; this diversification was related to the strong climatic-environmental change of the Eocene-Oligocene boundary; (4) the largest diversification of the group in the Early-Middle Miocene, when the four families of the order are recorded; and (5) the decrease of diversity and extinction of the main clades since the Late Miocene.

The decrease of diversity and extinction of most groups that flourished in the Neogene (Pichipilidae, Palaeothentidae and Abderitidae) began at the Middle Miocene. This process was coeval with the northern displacement of the temperate continental environments. Up to date, the last record of Abderitidae (*Pitheculites chenche*) and Palaeothentidae (*Hondathentes cazador* and *Acdestis maddenii*) occurred in the late Middle Miocene. During the Late Miocene-Early Pliocene only the Caenolestidae survived with a single genus, *Pliolestes*. The last fossil record of the family is *Pliolestes tripotamicus*, from sediments of the coastal area of the Buenos Aires province, referred to the Early Pliocene.

## RESUMEN

Los Paucituberculata constituyen un orden de marsupiales con una larga historia evolutiva, desarrollada exclusivamente en el continente sudamericano. Las escasas especies que representan a este grupo en la actualidad son relativamente generalizadas, de pequeño tamaño y de aspecto semejante al de los insectívoros placentarios de la familia Soricidae. Las mismas se agrupan en la familia Caenolestidae y se distribuyen en tres áreas disjuntas ubicadas a lo largo de la Cordillera de los Andes, entre Venezuela y el sur de Chile y la Argentina. Por el contrario, según el registro paleontológico de los representantes de este orden, se sabe que los Paucituberculata fueron notablemente diversos y tuvieron una amplia distribución en este continente.

Los Palaeothentidae y Abderitidae incluyen a las especies más derivadas de paucituberculados, presentando como rasgos característicos la reducción de la dentición anterior, la presencia de lofos (crestas) incipientes a bien desarrollados y, en el caso de los abderítidos, la transformación del primer molar inferior, o último premolar y primer molar, en una estructura muy comprimida y cortante, morfología conocida como “plagiaulacoidea”. Este tipo de dentición ocurrió de manera independiente en algunos grupos de multituberculados y primates plesiadapiformes, así como también en otros grupos de marsupiales, tales como los burramidos.

Durante mucho tiempo los Paucituberculata fueron más estrechamente vinculados a otro grupo de marsupiales sudamericanos, los Polydolopimorphia, con los que conformarían un grupo monofilético denominado “Pseudiprotodontia”. Esta hipótesis de relaciones actualmente tiene poco sustento. El término “pseudiprotodoncia”, o “pseudodiprotodoncia” alude a la hipertrofia y procumbencia del primer incisivo inferior, una morfología que ocurrió de manera convergente en los canguros y otros grupos afines de Australasia. Análisis filogenéticos más recientes indican que, entre los marsupiales sudamericanos, los Didelphimorphia constituyen el grupo más cercanamente emparentado a los Paucituberculata.

La aplicación de nuevas técnicas de prospección y recuperación de fósiles de muy pequeño tamaño permitieron evidenciar una diversidad de paucituberculados mucho más rica que la conocida algunas décadas atrás. En este trabajo se reconocen siete nuevas especies y dos nuevos géneros de Paucituberculata, todos ellos provenientes del Mioceno Temprano de Patagonia. Las nuevas colecciones han hecho posible la actual comprensión de la morfología dentaria de los miembros del orden. Los nuevos especímenes, muchos de los cuales están representados por elementos dentarios con escaso desgaste, permitieron la apreciación de estructuras hasta ahora desconocidas para algunos miembros del grupo, como así también reconsiderar la homología serial de los incisivos, premolares y molares. El análisis conjunto de todos los linajes de Paucituberculata también llevó a proponer nuevas

hipótesis de homología primaria. En este sentido, jugaron un papel fundamental el estudio del patrón molar de los Paucituberculata basales, todos ellos dados a conocer muy recientemente.

Entre las propuestas de homología primaria se cuentan la homología del primer incisivo de los Paucituberculata al I2/i2 y el reconocimiento en los molares superiores de los siguientes elementos del patrón tribosfénico: cúspide anterolabial = StB, cúspide posterolabial = StC+D, cúspide anterolingual = protocono, cúspide posterolingual = metacónulo, cúspide lingual a la StB = paracono, cúspide lingual a la StC+D y labial al metacónulo = metacono. El establecimiento de homologías primarias fue clave para la elucidación de las relaciones de parentesco entre las distintas especies estudiadas.

De acuerdo al análisis filogenético realizado (basado en 75 caracteres y 57 especies) los Paucituberculata presentan dos clados principales: Caenolestoida y Palaeothentoidea. Los Caenolestoida incluyen una sola familia: Caenolestidae. Los Palaeothentoidea incluyen tres familias: Pichipilidae, Abderitidae y Palaeothentidae; para esta última familia se reconocen dos subfamilias: Palaeothentinae y Decastinae.

Como resultado de esta revisión se han ampliado los rasgos diagnósticos y se ha reconiciderado el concepto de muchas especies. Los casos más notables son aquellos de *Adestis owenii*, *Abderites meridionalis* y *Abderites crispus*. En el caso de *A. owenii* el concepto de ésta se restringió a los especímenes provenientes del Santacrucense s.s. más los nuevos ejemplares recuperados en niveles “colloncurenses”. Los especímenes provenientes del “Pinturenses” formaron la base de una nueva especie de Decastinae. En el caso de las especies de *Abderites* se reevaluó el concepto de *Abderites meridionalis* encontrándose que éste no incluye a *A. crispus* ni a los especímenes provenientes del Friasense; estos últimos constituyen la base de una nueva especie para este género.

El agrupamiento del cual más se ha incrementado su conocimiento, en cuanto a diversidad y evolución, es el de los Caenolestidae. Además de incluir tres nuevas especies, se corroboró la hipótesis previa acerca de la pertenencia al mismo de *Pliolestes*. Actualmente, el taxón más cercanamente emparentado con los cenolestidos vivos, *Rhyncholestes raphanurus*, *Lestoros inca* y *Caenolestes fuliginosus*, es un nuevo género y especie proveniente del Mioceno Temprano de Patagonia central.

Como resultado de esta revisión se han ampliado notablemente los rangos geográficos y cronológicos de muchas especies extintas: (1) ampliación de la distribución geográfica y temporal de las especies *Adestis owenii* y *Abderites meridionalis* (2) ampliación de la distribución geográfica y, en algunos casos, también temporal, de los géneros *Abderites*, *Adestis*, *Pitheculites*, *Stilotherium*, *Pilchenia*, *Titanothentes* y *Pichipilus*. Se concluye que la distribución espacio-temporal de los Decastinae sugiere que sus miembros son mejores herramientas bioestratigráficas que los Palaeothentinae.

En este trabajo se identificaron las siguientes fases principales en la evolución de los Paucituberculata: (1) el origen del orden, se remonta, por lo menos, al Paleoceno Tardío, momento en el que se registran *Riolestes capricornicus* y *Dracolestes lacustris*; (2) la diferenciación durante el

Eoceno Medio de los Caenolestoidae y Palaeothentoidae; (3) el origen entre el Oligoceno Temprano y el Oligoceno Tardío de los principales grupos de paleotentoideos no Pichipilidae, con el registro de *Pilchenia* y los primeros Abderitidae, Palaeothentidae y Decastinae, esta diversificación estuvo relacionada a los profundos cambios climático-ambientales ocurridos hacia el límite Eoceno-Oligoceno; (4) la mayor diversificación del grupo ocurriendo en el Mioceno Temprano-Medio, momento en el que se registran las cuatro familias del orden; (5) la declinación en la diversidad y extinción de los principales clados en el período que va desde el Mioceno Tardío hasta el Reciente.

A partir del Mioceno Medio tardío comienza la declinación en la diversidad y extinción de la mayoría de los agrupamientos que florecieron en el Neógeno (Pichipilidae, Palaeothentidae y Abderitidae). Este proceso ocurrió coincidentemente con el “corrimiento” hacia el norte de los ambientes continentales benignos. Hasta donde se tienen datos, el Mioceno Medio tardío es el momento del último registro de los Abderitidae (*Pitheculites chenche*) y Palaeothentidae (*Hondathentes cazador* y *Acdestis maddenii*). Durante el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano sólo persisten los Caenolestidae con un único género, *Pliolestes*. El último registro fósil de la familia corresponde a *Pliolestes tripotamicus*, proveniente de sedimentos de la zona costera de la provincia de Buenos Aires, posiblemente referibles al Plioceno Temprano.

## INDICE

### VOLUMEN I

Portada.....	i
Dedicatoria .....	ii
Agradecimientos .....	iii
Resumen .....	iv
Abstract .....	v
Indice .....	vi-xiv

### CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

1. Antecedentes.....	1
1.1. Primeros estudios sobre los Paucituberculata fósiles y vivientes.....	2
1.2. Concepto de Paucituberculata Ameghino 1894.....	4
1.3. Los Caenolestoidea Trouessart 1898 (= Paucituberculata Ameghino 1894): su contenido y relaciones suprafamiliares.....	4
1.4. El concepto de Paucituberculata a partir de la década del 60.....	6
1.5. Estudios sobre la sistemática y paleobiología de los Paucituberculata.....	12
2. Objetivos.....	12
2.1. General.....	12
2.2. Particulares.....	13
3. Hipótesis de trabajo.....	13

### CAPÍTULO II. MATERIALES Y METODOS

1. ABREVIATURAS Y TERMINOLOGÍA.....	14
2. MATERIALES.....	16
3. MÉTODOS	
3.1. Homologías dentarias y nomenclatura.....	17
3.1.1. Dientes antemolares.....	17
3.1.2. Serie premolar-molar.....	20
3.1.3. Cúspides y crestas de los molares: molares superiores e inferiores.....	21
3.2 Análisis filogenético.....	24
3.2.1. Selección de los taxones.....	24
3.2.2. Análisis de los caracteres.....	25

3.2.3. Obtención de cladogramas.....	29
3.2.4. Determinación de la dirección de cambio.....	29
3.2.5. Sumario de los resultados.....	30
3.2.6. Medición del soporte de los clados.....	31
3.3. Análisis morfométrico.....	31
3.3.1. Obtención de las medidas.....	33
3.3.2. Variables.....	33
3.3.3. Índices.....	34
3.4. Nomenclatura taxonómica.....	34
 CAPÍTULO III. CONTEXTOS GEOLÓGICO Y BIOESTRATIGRAFICO	
1. Introducción.....	36
2. Los Paucituberculata en el esquema biocronológico sudamericano.....	37
2.1. Paleoceno.....	37
2.2. Eoceno.....	38
2.3. Oligoceno.....	39
2.4. Mioceno.....	40
2.5. Plioceno.....	46
3. Discusión y conclusiones.....	46
 CAPÍTULO IV. ANALISIS MORFOMETRICO	
1. Análisis multivariado.....	51
2. Resultados.....	54
3. Discusión.....	57
 CAPÍTULO V. ANALISIS FILOGENETICO	
1. Taxones y caracteres analizados.....	61
1.1. Taxones incluidos en el análisis.....	61
1.2. Taxones no incluidos en el análisis.....	63
1.3. Descripción de los caracteres.....	63
2. Resultados.....	90
2.1. Taxones equivalentes y STR.....	90
2.2. Análisis de las matrices de datos.....	91
2.3. Topología común de los árboles de consenso estricto.....	92
2.4. Diferencias topológicas de los árboles de consenso estricto: efectos de la aplicación de STR y pesado de caracteres.....	93



2.5. Resultados de los cladogramas de compromiso.....	93
3. Discusión.....	96
3.1. Paucituberculata.....	96
3.2. Caenolestoidea.....	97
3.3. Palaeothentoidea.....	100
3.4. Pichipilidae.....	101
3.5. <i>Perulestes</i> , <i>Sasawatsu</i> y <i>Pilchenia</i> .....	104
3.6. Abderitidae.....	105
3.7. Palaeothentidae.....	108
3.8. Palaeothentinae.....	109
3.9. Decastinae.....	111
4. Conclusiones.....	113

## CAPÍTULO VI. REVISION SISTEMATICA

1. Orden Paucituberculata.....	116
1.1. Paucituberculatas basales.....	121
1.1.a <i>Riolestes capricoricus</i> .....	121
1.1.b. <i>Dracolestes lacustris</i> .....	123
1.1.c. <i>Evolestes hadrommatos</i> .....	126
1.2. Superfamilia Caenolestoidea: Familia Caenolestidae.....	129
1.2.1. <i>Stilotherium</i> .....	133
1.2.1.a. <i>Stilotherium dissimile</i> .....	134
1.2.1.b. <i>Stilotherium parvum</i> sp. nov. ....	142
1.2.2. <i>Pliolestes</i> .....	147
1.2.2.a. <i>Pliolestes tripotamicus</i> .....	149
1.2.2.b. <i>Pliolestes venetus</i> .....	153
1.2.2.c. Caenolestidae n. sp. aff. <i>Pliolestes tripotamicus</i> .....	154
1.2.3. <i>Gaimanlestes aktites</i> gen. et sp. nov. ....	156
1.2.4. <i>Caenolestoides miocenicus</i> gen. et. sp. nov. ....	160
1.2.5. Caenolestidae indet.....	163
1.2.6. ?Caenolestidae.....	165
1.3. Superfamilia Palaeothentoidea.....	166
1.3.1. Familia Pichipilidae.....	167
1.3.1.1. <i>Pichipilus</i> .....	169
1.3.1.1.a. <i>Pichipilus osborni</i> .....	170

1.3.1.1.b. <i>Pichipilus riggsi</i> .....	172
1.3.1.1.c. <i>Pichipilus centinelus</i> .....	179
1.3.1.1.d. <i>Pichipilus</i> sp.....	181
1.3.1.1.e. <i>Pichipilus?</i> <i>halleuxi</i> .....	182
1.3.1.2. <i>Phonocdromus</i> .....	184
1.3.1.2.a. <i>Phonocdromus gracilis</i> .....	185
1.3.1.2.b. <i>Phonocdromus?</i> sp. nov. A .....	187
1.3.1.2.c. <i>Phonocdromus?</i> sp. nov. B.....	191
1.3.1.3. <i>Quirogalestes almagaucha</i> .....	195
1.3.1.4. Pichipilidae indet.....	197
1.3.2. <i>Perulestes</i> .....	198
1.3.2.a. <i>Perulestes cardichi</i> .....	199
1.3.2.b. <i>Perulestes?</i> <i>fraileyi</i> .....	201
1.3.3. <i>Sasawatsu mahaynaq</i> .....	204
1.3.4. <i>Pilchenia</i> .....	206
1.3.4.a. <i>Pilchenia lucina</i> .....	210
1.3.4.b. <i>Pilchenia boliviensis</i> .....	214
1.3.4.c. <i>Pilchenia antiqua</i> .....	219
1.3.4.d. <i>Pilchenia intermedia</i> .....	221
1.3.5. Familia Palaeothentidae .....	222
1.3.5.1. <i>Carlothentes chubutensis</i> .....	226
1.3.5.2. Palaeothentinae.....	228
1.3.5.2.1. <i>Palaeopanorthus primus</i> .....	230
1.3.5.2.2. <i>Palaeothentes</i> .....	236
1.3.5.2.2.a <i>Palaeothentes aratae</i> .....	239
1.3.5.2.2.b <i>Palaeothentes minutus</i> .....	243
1.3.5.2.2.c <i>Palaeothentes pascuali</i> .....	254
1.3.5.2.2.d <i>Palaeothentes intermedius</i> .....	255
1.3.5.2.2.e <i>Palaeothentes lemoinei</i> .....	261
1.3.5.2.2.f <i>Palaeothentes migueli</i> .....	265
1.3.5.2.2.g <i>Palaeothentes marshalli</i> .....	267
1.3.5.2.3. Palaeothentinae indet.....	270
1.3.5.3. Decastinae.....	271
1.3.5.3.1. <i>Acdestis</i> .....	272
1.3.5.3.1.a. <i>Acdestis owenii</i> .....	274

1.3.5.3.1.b. <i>Acdestis spegazzinii</i> .....	279
1.3.5.3.1.c. <i>Acdestis bonapartei</i> .....	285
1.3.5.3.1.d. <i>Acdestis maddenii</i> .....	287
1.3.5.3.2. <i>Titanothentes</i> .....	288
1.3.5.3.2.a <i>Titanothentes simpsoni</i> .....	289
1.3.5.3.2.b <i>Titanothentes pinturinus</i> sp. nov. ....	293
1.3.5.3.3. <i>Trelewthentes rothi</i> .....	296
1.3.5.3.4. Decastinae indet.....	299
1.3.6. Familia Abderitidae .....	300
1.3.6.1. <i>Abderites</i> .....	304
1.3.6.1.a. <i>Abderites meridionalis</i> .....	307
1.3.6.1.b. <i>Abderites crispus</i> .....	313
1.3.6.1.c. <i>Abderites araucanianus</i> sp. nov. ....	321
1.3.6.2. <i>Pitheculites</i> .....	323
1.3.6.2.a. <i>Pitheculites minimus</i> .....	325
1.3.6.2.b. <i>Pitheculites rothi</i> .....	332
1.3.6.2.c. <i>Pitheculites chenche</i> .....	333
1.3.6.2.d. <i>Pitheculites</i> sp. ....	335
1.3.6.3. <i>Parabderites</i> .....	336
1.3.6.3.a. <i>Parabderites minusculus</i> .....	337
1.3.6.3.b. <i>Parabderites bicrispatus</i> .....	339
1.3.6.4. Abderitidae indet.....	346
1.3.6.4. ?Abderitidae .....	348
2. ?Paucituberculata.....	351

## CAPÍTULO VII. CONCLUSIONES

1. Homologías dentarias.....	352
2. Sobre la sistemática y clasificación de los Paucituberculata .....	353
3. Los Paucituberculata en el esquema bioestratigráfico sudamericano.....	355
4. Principales etapas en la evolución de los Paucituberculata.....	357

BIBLIOGRAFÍA.....	360
-------------------	-----

## VOLUMEN 2

### Leyendas de las figuras y láminas

#### 1. FIGURAS

### Mapas

Figura 1: Distribución actual de los Paucituberculata.

Figura 2: Localidades sudamericanas con Paucituberculata extintos (excepto Argentina).

Figura 3: Localidades Argentinas con Paucituberculata extintos.

### Patrones molares

Figura 4: Patrón molar generalizado de los Marsupialia.

Figura 5: Caenolestidae y *Evolestes*

Figura 6: Pichipilidae

Figura 7: Molares superiores de Palaeothentidae

Figura 8: Molares inferiores de Paleothentidae

Figura 9: Molares superiores de Abderitidae

Figura 10: Molares inferiores de Abderitidae

### Mandíbulas

Figura 11: Mandíbulas de los Abderitidae y *Palaeothentes*.

### Cladogramas

Figura 12: consenso estricto del análisis 1

Figura 13: consenso estricto del análisis 2

Figura 14: consenso estricto del análisis 3

Figura 15: consenso estricto del análisis 4

Figura 16: *agreement subtree* 1

Figura 17: *agreement subtree* 2

## 2. TABLAS Y GRAFICOS

Tabla 1: Clasificaciones previas.

Tabla 2: Propuesta clasificatoria de este trabajo.

### Análisis de componentes I

Tabla 3.a.: matriz de correlación

Tabla 3.b.: eigenvectores

Tabla 3.c.: eigenvalores

Gráfico 1: CP2 vs. CP1

Gráfico 2: CP2 vs. CP3

Gráfico 3: CP2 vs. CP3

### Análisis de componentes II

Tabla 4.a.: matriz de correlación

Tabla 4.b.: eigenvectores

Tabla 4.c.: eigenvalores

Gráfico 4: CP2 vs. CP1

Gráfico 5 CP2 vs. CP3

Gráfico 6: CP2 vs. CP3

### Análisis de componentes III

Tabla 5.a.: matriz de correlación

Tabla 5.b.: eigenvectores

Tabla 5.c.: eigenvalores

Gráfico 7: CP2 vs. CP1

Gráfico 8: CP2 vs. CP3

### Análisis de componentes IV

Tabla 6.a.: matriz de correlación

Tabla 6.b.: eigenvectores

Tabla 6.c.: eigenvalores

Gráfico 9: CP2 vs. CP1

Gráfico 10: CP2 vs. CP3

### Análisis de componentes V

Tabla 7.a.: matriz de correlación

Tabla 7.b.: eigenvectores

Tabla 7.c.: eigenvalores

Gráfico 11: CP2 vs. CP1

Gráfico 12: CP3 vs. CP1

### Análisis de componentes VI

Tabla 8.a.: matriz de correlación

Tabla 8.b.: eigenvectores

Tabla 8.c.: eigenvalores

Gráfico 13: CP2 vs. CP1

Gráfico 14: CP2 vs. CP3

### Indices

Tabla 9.a: Areas de los molares inferiores.

Tabla 9.b: Tamaño p3/m1.

Tabla 9.c: Altura mandibular.

Tabla 9.d: Ancho trigónido-talónido de los m2-3.

Tabla 9.e: Tamaño P3/M1

Tabla 9.f: Tamaño del metacónulo

### Matriz

Tabla 10. Matriz

### Tablas de medidas dentarias

Tabla 11. *Riolestes*, “Caenolestidae gen et sp. indet” y molares inferiores de Caenolestidae.

Tabla 12. *Dracolestes*, “Caenolestidae gen et sp. indet”, *Evolestes hadrommatos* y molares superiores de Caenolestidae.

Tabla 13. Molares inferiores de Pichipilidae.

Tabla 14. Molares superiores de Pichipilidae

Tabla 15. Molares inferiores de *Pilchenia*.

Tabla 16. Molares superiores de *Pilchenia*.

Tabla 17. Molares inferiores de *Carlothentes* y *Palaepanorthus*

Tabla 18a. Molares inferiores de *Palaeothentes aratae*.

Tabla 18b. Molares inferiores de *Palaeothentes minutus* y *Palaeothentes pascuali*.

Tabla 18c. Molares inferiores de *Palaeothentes intermedius*.

Tabla 18d. Molares inferiores de *Palaeothentes lemoinei*.

Tabla 18e. Molares inferiores de *Palaeothentes marshalli* y *Palaeothentes migueli*.

Tabla 19a. Molares superiores de *Palaepanorthus*.

Tabla 19b. Molares superiores de *Palaeothentes aratae*.

Tabla 19c. Molares superiores de *Palaeothentes minutus*.

Tabla 19d. Molares superiores de *Palaeothentes intermedius*.

Tabla 19e. Molares superiores de *Palaeothentes lemoinei*.

Tabla 19f. Molares superiores de *Palaeothentes marshalli* y *Palaeothentes migueli*.

Tabla 20a. Molares inferiores de *Acdestis owenii*.

Tabla 20b. Molares inferiores de *Acdestis spegazzinii* y *Acdestis bonapartei*.

Tabla 20c. Molares inferiores de *Trelewthentes rothi*, *Titanothentes simpsoni* y *Titanothentes pinturinus*.

Tabla 21. Molares superiores de Decastinae.

Tabla 22. Molares inferiores de *Abderites*.

Tabla 23. Molares superiores de *Abderites*.

Tabla 24. Molares inferiores de *Pitheculites*.

Tabla 25. Molares superiores de *Pitheculithes*.

Tabla 26. Molares inferiores de *Parabderites*.

Tabla 27. Molares superiores de *Parabderites*.

### 3. LÁMINAS.

Leyendas de las láminas

Lámina 1. Paucituberculata basales: *Riolestes*, *Dracolestes* y *Evolestes*

Lámina 2. Caenolestidae actuales: *Rhyncholestes* y *Caenolestes*

Lámina 3. Caenolestidae extintos: *Stilotherium*

Lámina 4. Caenolestidae extintos: *Pliolestes*

Lámina 5. Caenolestidae extintos: *Gaimanlestes* y *Caenolestoides*

Lámina 6. Pichipilidae: *Pichipilus*

Lámina 7. Pichipilidae: *Phonocdromus*

Lámina 8. *Pilchenia*

Lámina 9. Palaeothentidae: *Palaepanorthus* y *Palaeothernes*

Lámina 10. Palaeothentidae: *Palaeothentes*

Lámina 11. Decastinae: *Acdestis*

Lámina 12. Decastinae: *Titanothentes* y *Trelewthentes*

Lámina 13. Abderitidae: *Abderites*

Lámina 14. Abderitidae: *Pitheculites*

Lámina 15. Abderitidae: *Parabderites*

## CAPÍTULO I

### INTRODUCCION

#### 1. ANTECEDENTES

Los Paucituberculata Ameghino, 1894 constituyen un orden de marsupiales endémicos de América del Sur. Sus representantes vivientes, los Caenolestidae, son conocidos con el nombre vulgar de “ratones runchos”. Las escasas especies que han persistido hasta la actualidad son de pequeño tamaño y de aspecto semejante al de los insectívoros placentarios de la familia Soricidae. A pesar de su escasa representación actual, ellos representan un relictos de este orden diverso que constituyó uno de los componentes principales de la fauna de micromamíferos de comienzos del Neógeno. En la actualidad se reconoce un mínimo de seis especies vivientes de cenoléstidos (*Caenolestes fuliginosus*, *C. caniventer*, *C. convelatus*, *C. condorensis*, *Lestoros inca* y *Rhyncholestes raphanurus*) distribuidas en tres áreas disyuntas (Fig. 1), ubicadas a lo largo de la Cordillera de los Andes, desde los 8° de latitud norte (Venezuela) hasta los 43° de latitud sur (sur de Chile y Argentina) (Bublitz, 1987; Albuja y Patterson, 1996; Brown, 2004). Así como es amplia su distribución latitudinal, también lo es la altitudinal, encontrándoselos desde el nivel del mar hasta los 4000 m de altura. Esta distribución abarca zonas climáticas y de vegetación bien diferentes entre sí, como el bosque pluvial mesotérmico andino, la selva nublada, el páramo, el subpáramo y la selva valdiviana. Los microambientes en los que han sido capturados son principalmente de vegetación densa, húmedos y, en muchos casos, cercanos a pequeños cursos de agua (Osgood, 1921; Osgood, 1924; Kirsch y Waller, 1979; Meserve *et al.*, 1982; Barkley y Whitaker, 1984; Birney *et al.*, 1996). Los cenoléstidos son marsupiales escansoriales y de hábitos nocturnos a crepusculares. Presentan un gran desarrollo de los sentidos del olfato y de la audición, comparados con el de la visión (Osgood, 1921; Nowak, 1991). El análisis de contenidos estomacales ha permitido determinar que su dieta es básicamente insectívora (insectos adultos y en distintos estadios larvales), presentando componentes menores de materia vegetal y, ocasionalmente, de vertebrados (Osgood, 1921; Barkley y Whitaker, 1984; Patterson y Gallardo, 1987; Kirsch y Waller, 1979; Redford y Eisenberg, 1992; Birney *et al.*, 1996).

El registro fósil de los Paucituberculata se extiende desde el Paleógeno temprano hasta fines del Neógeno. Escasos restos provenientes de las localidades paleocenas de São José de Itaboraí (Brasil) y Las Flores (Argentina) han sido asignados a este orden (Oliveira *et al.*, 1996; Goin *et al.*, MS-a-); por su parte, los últimos representantes fósiles se registran en depósitos de fines del Mioceno y Plioceno Temprano en las provincias de La Pampa y Buenos Aires respectivamente (Reig, 1955; Goin *et al.*, 1994; Goin *et al.*, 2000).

La mayor diversidad de los Paucituberculata se produjo durante el Mioceno Temprano y Medio;



además de los mencionados Caenolestidae, se encuentran abundantemente representadas las restantes familias del orden: Palaeothentidae y Abderitidae. Los paleoténtidos y abderítidos son particularmente abundantes en los depósitos patagónicos correspondientes a las formaciones Colhué-Huapí y Santa Cruz (Marshall, 1980; Bown y Fleagle, 1993). Estas familias incluyen las especies más derivadas de todo el orden (véase capítulo V.3), presentando como rasgos característicos la reducción de la dentición anterior, la presencia de lofos (crestas) incipientes a bien desarrollados y, en el caso de los abderítidos, la transformación del primer molar inferior, o último premolar y primer molar, en una estructura muy comprimida y cortante, morfología conocida como “plagiaulacoidea”. Este tipo de dentición ocurrió de manera convergente en algunos grupos de multituberculados y primates plesiadapiformes, así como también en otros grupos de marsupiales tales como los burrámidos (Simpson, 1933). Se ha estimado, a partir de la morfología dentaria y la inferencia de las masas corporales, que la alimentación de los abderítidos habría sido de tipo frugívora y mixta (“*mixed feeder*”), mientras que para los paleoténtidos se propuso que ésta habría cubierto un rango que va desde el tipo frugívoro al faunívoro (Dumont *et al.*, 2000).

Si bien los Paucituberculata fósiles provienen principalmente de yacimientos paleontológicos localizados en el actual territorio argentino, han sido también exhumados representantes fósiles de este grupo en yacimientos ubicados en distintos países sudamericanos: Paleoceno Tardío de Brasil (Goin *et al.*, MS-a-), Eoceno Tardío? de Perú (Goin y Candela, 2004), Oligoceno Tardío de Bolivia (Patterson y Marshall, 1978) y Mioceno Medio del mismo país (Goin *et al.*, 2003), Mioceno Medio de Colombia (Dumont y Bown, 1997) y Mioceno Temprano de Chile (Marshall, 1990; Flynn *et al.*, 2002).

### **1.1. Primeros estudios sobre los Paucituberculata fósiles y vivientes**

El conocimiento de los Paucituberculata vivientes se remonta a mediados del siglo XIX cuando Tomes (1860), entre un conjunto de mamíferos colectados en la República de Ecuador, reconoció “[a] small animal about the size of the Water Shrew (*Sorex fodiens*) with external characters and incisor teeth so much like those of the Soricidae” (Tomes, 1860: 213). La presencia de un marsupio pequeño y rudimentario ya sugería la naturaleza no placentaria de este mamífero. Pocos años más tarde Tomes (1863) describió brevemente y nominó a este nuevo género y especie como *Hyracodon fuliginosus*, sin realizar ningún comentario acerca de sus posibles afinidades mas allá de su pertenencia a los marsupiales. No fue sino treinta y cinco años después cuando se señaló la importancia del hallazgo de esta especie, siendo Thomas (1895a, 1895b) quien lo consideró uno de los eventos más importantes para la mastozoología de esos años. Thomas (1895a) re-nominó al género como *Caenolestes*, debido a que *Hyracodon* Leidy, 1856 tenía prioridad para un taxón de ungulados, y consideró que *Caenolestes fuliginosus* era una especie cercanamente emparentada con los Paucituberculata extintos (ya conocidos para ese entonces), y más precisamente, una especie sobreviviente de la familia Epanorthidae.

Los primeros Paucituberculata fósiles fueron conocidos a partir de los descubrimientos de mamíferos fósiles de Moreno (1882) en la Patagonia austral. Sin embargo, el aporte más importante al estudio inicial de este grupo se debe al trabajo de los hermanos Carlos y Florentino Ameghino. En el año 1887 F. Ameghino describió y nominó varias especies, actualmente consideradas representantes de este orden, refiriéndolas a los Microbiotheridae (*Stilotherium*) y a los Diprotodonta Plagiaulacidae (*Abderites*, *Acdestis* y *Epanorthus*). Posteriormente (Ameghino, 1889) reconoció un gran agrupamiento denominado Plagiaulacoidea, cuyos miembros se caracterizaban por presentar incisivos de aspecto rodentiforme, molares en número variable y con el cuarto premolar inferior invariablemente más grande que el primer verdadero molar. Ameghino (1889) reconoció cuatro familias de Plagiaulacoidea: Hypsiprymnidae (marsupiales diprotodontes australianos), Plagiaulacidae (considerados actualmente representantes de los tritylodóntidos y multituberculados de América del Norte y Europa), Abderitidae y Epanorthidae (= Palaeothentidae). Las primeras tres familias compartirían el carácter estriado del gran premolar inferior; por su parte, en los Epanorthidae estas estrías estarían ausentes. Ameghino realizó varias consideraciones acerca de las relaciones de parentesco entre las cuatro familias; basándose en que las especies con mayor número de dientes y morfología dentaria más simple son las más primitivas, concluyó que los Epanorthidae constituirían el grupo del cual evolucionaron por un lado los Plagiaulacidae y por el otro los Abderitidae e Hypsiprymnidae, siendo esta última familia la más evolucionada. Estas ideas fueron repetidas, aunque con algunas adiciones y modificaciones, en trabajos posteriores (Ameghino, 1890, 1891b, 1893). Para Ameghino los “plagiaulacidios” (*i.e.* Plagiaulacoidea) constituían un grupo de gran importancia; en primer lugar, porque incluían a los más antiguos mamíferos conocidos hasta el momento; en segundo lugar, porque su conocimiento permitiría indagar sobre el origen y las afinidades generales de los mamíferos, la primera aparición de los mamíferos sobre la Tierra y, dada su distribución geográfica, la determinación de la forma y extensión de los continentes en el pasado. Para reafirmar las relaciones filogenéticas entre los cuatro grupos de Plagiaulacoidea, Ameghino (1890) propuso reunirlos en una categoría supraordinal pre-existente: los Diprotodonta Owen.

Con el estudio de nuevos y más completos restos de plagiaulacidios, los que habían sido recolectados en el cuarto viaje de Carlos Ameghino a la Patagonia, F. Ameghino (1891b) modificó el sistema de homologías dentarias previamente reconocido. Resultan particularmente importantes aquellos restos que Florentino refirió a la nueva familia Garzonidae (= Caenolestidae), los que lo llevaron a considerar que el gran diente inferior de los abderítidos y epanórtidos, numerados de atrás hacia delante, correspondía a la cuarta “muela” de los Microbiotheridae (*i.e.*, el primer molar de la actual nomenclatura). En palabras de Ameghino (1891b: 304), esto quedaba fácilmente demostrado “...por los Garzonidae que son Plagiaulacideos, con muelas del tipo de los Microbiotheridae y de las Didelphyidae.” A partir de estas observaciones llegó a la conclusión de que el gran diente crestado inferior de los géneros *Plagiaulax* y *Ptilodus* (Plagiaulacidae), así como aquel de los abderítidos y epanórtidos no era homólogo al de los marsupiales diprotodontes australianos actuales; esto es, no se correspondía con el “p4” (el p3 de la

terminología contemporánea), sino con el m1. Las semejanzas que él observaba en la morfología de los molares de la familia Garzonidae con aquellos de la familia Didelphidae y, aún más, de los Microbioteriidae, lo llevaron a reafirmar su idea de la descendencia de los Diprotodonta a partir de los Microbiotheria.

## **1.2. Concepto original de Paucituberculata Ameghino, 1894**

Ameghino, como otros autores contemporáneos (*e.g.* Lydekker, 1887) consideraba marsupiales a los actuales Multituberculata, los cuales estaban en mayor o menor grado, emparentados con los marsupiales australianos. El nombre Paucituberculata fue acuñado por Ameghino (1894, 1897, 1898) para agrupar en una categoría subordinal a los representantes de las familias Abderitidae, Decastidae, Epanorthidae y Garzonidae. Los Paucituberculata y los Multituberculata (estos últimos considerados previamente por Ameghino como Plagiaulacidae) constituían los Plagiaulacoidea que, junto con los Hypsiprimnoidea, conformaban los Diprotodonta. La etimología del nombre Paucituberculata hizo referencia a los escasos “tubérculos” (*i.e.* cúspides) que presentaban los molares de estos marsupiales en comparación con los dientes “multituberculados” de los Multituberculata. Ameghino (1897) brindó los argumentos por los cuales justificaba dicho agrupamiento. Según este autor, después de dar a conocer las especies de “diprotodontes” argentinos consideró que no existía consenso para aceptar las relaciones de éstos con los Multituberculata; por el contrario, existía cierta disposición a que se los reuniese con los diprotodontes australianos. Es así que la reunión de los Paucituberculata y Multituberculata en los Plagiaulacoidea le permitía resaltar las grandes diferencias que, consideraba, existían entre los paucituberculados y los hypsiprimnoideos.

Si bien en trabajos posteriores Ameghino (1899a, 1903, 1904, 1906) siguió sosteniendo el contenido de los Paucituberculata, como así también sus relaciones con los Multituberculata e Hypsiprimnoidea, sumó a estas inferencias filogenéticas las relaciones con los Rodentia. En su esquema de relaciones de parentesco, los Rodentia habían tenido origen en los Polydolopidae (Multituberculata) y éstos a su vez en los Garzonidae (Paucituberculata), los que representaban los diprotodonta más primitivos que conservaban molares del tipo del de los microbiotéridos.

## **1.3. Los Caenolestoidea Trouessart 1898 (= Paucituberculata Ameghino 1894): su contenido y relaciones suprafamiliares**

En las clasificaciones de los marsupiales realizadas a fines del siglo XIX y principios del siglo XX fue común reconocer dos tipos principales de agrupamientos, determinados por la presencia de dos caracteres: (1) Syndactyla – Didactyla, en base a la morfología del segundo y tercer dedo del pie (*e.g.*, Bensley, 1903 ); (2) Polyprotodontia – Diprotodontia, en base al número y disposición de los incisivos

inferiores (*e.g.*, Owen, 1866). En ese contexto fueron propuestas varias hipótesis de relaciones de los Caenolestoidae (o solamente de los representantes vivientes de esta superfamilia) con otros grupos de marsupiales, siendo considerados más frecuentemente como diprotodontes (Thomas, 1895b; Trouessart, 1898; Sinclair, 1905, 1906; Osborn, 1910) que como poliprotodontes (Broom, 1911). Sin embargo, debido a la particular combinación de caracteres de diprotodontes y poliprotodontes, también fue considerado un tercer agrupamiento, el que conservó el nombre Paucituberculata (Weber, 1904; Dederer, 1909; Gregory, 1910; Cabrera, 1919). El abandono de la división del orden Marsupialia en dos o tres subórdenes principales se produjo a partir de la propuesta de Simpson (1930) de subdividirlo en superfamilias. En este esquema de clasificación, Simpson quiso denotar la probable derivación preterciaria de todos esos grupos a partir de un stock didelfoideo cretácico. Entre las superfamilias incluyó a los Caenolestoidae, la cual comprendía a los Caenolestidae (incluyendo a las subfamilias Caenolestinae, Abderitinae y Palaeothentinae) y Polydolopidae. La reunión de estas dos familias reflejó las ideas previamente expresadas por Gregory (1910) y Simpson (1928) acerca de la mayor afinidad entre estos grupos. Si bien Gregory lo había expuesto con anterioridad a Simpson, es este último autor quien brindó más argumentos para sustentar dicha relación. Simpson (1928) había realizado una comparación detallada de la morfología dentaria de ambos grupos, la cual lo llevó a considerar que los Polydolopidae no podían ser relacionados a los Multituberculata y, por el contrario, podían ser vinculados estrechamente con los Caenolestidae. Entre los argumentos más importantes se contaban la homología del diente cortante inferior (m1, ver también Simpson, 1933) y la idea de que el patrón morfológico de los molares de los Polydolopidae constituiría un paso más en la tendencia a la especialización del tipo abderítido. En los polidolópidos, como en los abderítidos, se habría retenido la estructura tricuspíada del trigónido, si bien en los polidolópidos habría ocurrido una tendencia hacia la aparición de numerosas cúspides en el talónido. Simpson (1928, 1939, 1944) concluyó que los Polydolopidae representan una rama temprana de los Caenolestoidae, íntimamente vinculados con los Caenolestidae y ambos derivados de primitivos marsupiales poliprotodontes. Además, consideró a los Caenolestoidae como ejemplo de un particular fenómeno evolutivo: las tres subfamilias de cenolestidos, Caenolestinae, Palaeothentinae y Abderitinae, más los Polydolopidae constituirían una secuencia estructural, una sucesión de grados evolutivos en la cual los polidolópidos representarían el último paso. De esta manera los Polydolopidae estaban más cercanamente emparentados a los Abderitinae, habiendo surgido de éstos “...by a sudden shift in adaptative type.” (Simpson 1944:143). Años después, sin embargo, reconoció que los Polydolopidae habrían surgido con mayor probabilidad a partir de los Caenolestinae, subfamilia que incluiría a las especies más generalizadas de Caenolestidae (Simpson, 1953). Autores posteriores (*e.g.*, Paula Couto, 1952a) siguieron dicha propuesta de relaciones.

Paula Couto (1952a) dio a conocer un nuevo género y especie de Polydolopidae, *Epidolops ameghinoi* (actualmente considerado un Bonapartheriidae; Goin y Candela, 2004) y estableció que el diente cortante inferior de los polidolópidos era el p3 y no el m1 como se había sostenido hasta ese momento. Según este autor, la morfología dentaria de *Epidolops ameghinoi* hacía de este taxón un estadio

estructural intermedio e ideal entre los más primitivos caenoléstidos y los más derivados polydolópidos (e.g. *Polydolops*, *Eudolops*) por lo que consideró que Polydolopidae y Caenolestidae serían grupos colaterales que habrían surgido de un stock ancestral común cenolestoeo (Paula Couto, 1952a, 1961).

En años siguientes otros taxones de marsupiales sudamericanos fueron considerados cercanamente emparentados a los Caenolestoea o directamente incluidos en esta superfamilia: *Argyrolagus* Ameghino, 1904 hasta entonces considerado un verdadero diprotodonte (Kraglievich, 1931; Rusconi, 1933, 1936) y *Groeberia* Patterson, 1952. En su análisis de *Groeberia minoprioi*, Patterson (1952) sostuvo las afinidades caenolestoeas de *Groeberia*, a quien comparó con *Argyrolagus* aunque sin proponer relaciones particulares con este último. Concluyó que aún no era posible formarse una opinión adecuada sobre las relaciones de *Groeberia* con los Caenolestidae y Polydolopidae, aunque la posibilidad más verosímil era, en su opinión, la derivación de los groebéridos a partir de los Caenolestinae, la cual podría remontarse a la primera radiación de todo el grupo. El parentesco cercano de los Caenolestidae, Polydolopidae, Microtragulidae (= Argyrolagidae) y Groeberidae fue apoyado por Reig (1955) quien consideró que, aunque de relaciones no totalmente resueltas, estas tres familias conforman un agrupamiento de categoría superior, los Caenolestoea. Simpson (1970a) argumentó en contra de las conclusiones de Patterson (1952) acerca de las relaciones de *Groeberia* y los caenolestoeos y consideró al primero un marsupial *incertae sedis*. En relación a los Argyrolagidae (Simpson 1970b), sostuvo que la posibilidad de que estos hubieran evolucionado a partir de los cenolestoeos es difícil de rechazar categóricamente; sin embargo, si se considerara a éste su origen, los argirolágidos habrían derivado a un grado irreconocible, de tal modo que ningún carácter realmente diagnóstico de los cenolestoeos es ya evidente en ellos. Se inclinó más por la hipótesis de que, como no muestran claras afinidades con ningún otro grupo conocido de marsupiales, los argirolágidos habrían surgido probablemente a partir de los didelfoideos de manera independiente, por lo que los consideró integrantes de una superfamilia propia.

Un punto de vista alternativo acerca de las relaciones de los Polydolopidae y Caenolestidae fue la propuesta de Pascual y Herrera (1973, 1975), según la cual ambos grupos constituirían el producto de dos radiaciones “diprotodontes” independientes y heterocrónicas producidas a partir de un stock didelphoeo. Además, estos autores sostuvieron que las semejanzas en la morfología dentaria, especialmente de la dentición inferior, entre los Microbiotheriinae (*Microbiotherium*) y los primitivos cenoléstidos (*Stilotherium*), sugerirían una directa relación de descendencia de los más primitivos Caenolestidae (Caenolestinae) de especializados Didelphidae, aunque no necesariamente de los Microbiotheriinae. Dada esta propuesta de relaciones filogenéticas Pascual y Herrera dudaron de que fuera justificado incluir a polidolópidos y cenoléstidos en una misma superfamilia (Caenolestoea), así como también de la separación de Didelphidae y Caenolestidae en distintas superfamilias (i.e., Didelphoea y Caenolestoea).

#### **1.4. El concepto de Paucituberculata a partir de la década del 60**

A diferencia del esquema superfamiliar dado por Simpson (1930), Ride (1964) propuso un esquema de clasificación de los marsupiales basado en órdenes, de modo de enfatizar la diversidad y amplitud de la radiación adaptativa de los marsupiales, que este autor consideraba equivalente a aquella de los Eutheria. En dicha clasificación retomó el nombre de Paucituberculata pero siguiendo el contenido dado por Simpson para sus Caenolestoides (*i.e.*, Caenolestidae + Polydolopidae).

En los estudios macrosistemáticos de marsupiales de fines de los años '60 y durante los años '70 la clasificación ordinal de los marsupiales fue mantenida por varios autores. Una innovación mayor en estos estudios fue la irrupción de técnicas propias de lo que después se denominaría Biología Molecular. De este modo se incorporaron por primera vez, como fundamento para la realización de inferencias filogenéticas, los análisis de serología comparada (Kirsch, 1968, 1969, 1977a y 1977b). Algunos de estos análisis incluyeron a especies vivientes de Caenolestidae. Los resultados de estos estudios indicaron que los Caenolestidae constituían uno de los principales grupos de marsupiales junto con los Didelphidae + *Dromiciops* y los marsupiales australianos, diferenciándose de ambos más que estos dos últimos agrupamientos entre sí. En las clasificaciones derivadas, en parte, de dichos análisis (Kirsch, 1977b), el contenido de los Paucituberculata siguió al de Ride (1964), aunque elevando a los Caenolestidae y Polydolopidae al rango de superfamilias - Caenolestoides y Polydolopoidea respectivamente- como fuera propuesto por Clemens y Marshall (1976).

A principios de la década de 1980 un nuevo complejo de caracteres morfológicos fue incluido en las consideraciones sobre la genealogía de los marsupiales. Szalay (1982a, 1982b) realizó un análisis comparado de la morfología tarsal de distintos grupos de marsupiales con el objetivo de caracterizar a los distintos patrones y determinar su significado funcional, para luego establecer hipótesis sobre la polaridad de dichos complejos y utilizarlos en las reconstrucciones filogenéticas. En relación a los paucituberculados sostuvo una cercana relación de los Caenolestoides (Caenolestidae + Polydolopidae) con los Borhyaenoides, lo que lo llevó a clasificarlos en un mismo orden, Borhyaeniformes. De los Caenolestoides sólo era conocido el tarso de los Caenolestidae; según Szalay (1982b), las similitudes morfológicas entre éste y el de los Borhyaenidae sólo podían ser explicadas por homología. Las adaptaciones dentarias específicas de los Caenolestidae no requerían de otra explicación más que la divergencia a partir del primitivo patrón borieniforme (Szalay, 1982b). Dado que los Polydolopidae son un grupo conocido principalmente por restos dentarios, la caracterización del ancestro hipotético de polydolopoideos y caenolestoides fue realizada a base de caracteres dentarios: modificaciones diprotodontes en los incisivos inferiores y premolar posterior no plagiulacoideo. Szalay (1982b) reconoció, sin embargo, que la cuestión de que los Polydolopidae estuvieran más cercanamente emparentados a los Caenolestidae aún no estaba resuelta y que, a pesar de la demostración de la no homología del diente hipertrofiado en ambos grupos, existía la posibilidad de que el incisivo hipertrofiado de estos grupos, y posiblemente el de groeberidos y argyrolágidos, fueran homólogos (Szalay, 1982b). Debe señalarse que los Argyrolagidae no habían sido estudiados por Szalay a partir de los especímenes postcraneos disponibles; a partir de las figuras publicadas por Simpson (1907b). Szalay (1982a)

sostuvo que presentaban un carácter distintivo de los Borhyaeniformes, lo cual sugería afinidades borieniformes más que didelfiformes. En su propuesta clasificatoria Salía (1982b) reconoció al suborden Borhyaeniformes con las superfamilias Borhyaenoidea, Caenolestoidae, Polydolopoidea y Argyrolagoidea.

Durante las últimas dos décadas fueron surgiendo nuevas filogenias de los Marsupialia. Los datos analizados fueron moleculares (Springer *et al.*, 1994, 1997; Retief *et al.*, 1995; Krajewski *et al.*, 1997; Kirsch *et al.*, 1991, 1997; Burk *et al.*, 1999; Colgan, 1999; Palma y Spotorno, 1999; Jansa y Voss, 2000; Lapointe y Kirsch, 2001) anatómicos (Archer, 1984; Aplin y Archer, 1987; Marshall, 1987; Marshall *et al.*, 1990; Szalay, 1994; Springer *et al.*, 1997; Sánchez-Villagra, 2001; Horovitz y Sánchez-Villagra, 2003; Goin *et al.*, MS-a-) o una combinación de ambos (Asher *et al.*, 2004). De las filogenias basadas en datos morfológicos sólo cuatro fueron reconstruidas mediante análisis de parsimonia (Springer *et al.*, 1997; Sánchez-Villagra, 2001 y Horovitz y Sánchez-Villagra, 2003; Goin *et al.*, MS-a-). Algunos de los análisis basados en caracteres morfológicos tuvieron en cuenta tanto a los representantes vivientes como extintos de las distintas familias de marsupiales mientras que en otros solamente a los representantes vivientes. Como resultado de los análisis del primer tipo, se propusieron las siguientes hipótesis en relación a los Paucituberculata:

- Existe una mayor afinidad de los Caenolestidae con los borienoideos (Szalay, 1982b; Archer, 1984).
- Los Caenolestoides conforman un agrupamiento natural con los polidolopoideos y argirolagoideos (Marshall, 1987; Marshall *et al.* 1990; Aplin y Archer, 1987).
- Los Caenolestidae y sus más cercanos parientes extintos, Palaeothentidae y Abderitidae -i.e. Paucituberculata- conforman un agrupamiento natural con los Simpsonitheria -i.e. Argyrolagidae, Groeberidae, Patagoniidae y Gashternidae- (Szalay, 1994).
- Los Caenolestidae forman un agrupamiento natural con los Argyrolagidae (Sánchez-Villagra, 2001).
- Los Paucituberculata constituyen el grupo hermano de al menos algunos “didelfimorfios” paleógenos (Goin *et al.*, MS-a-).

En relación con los Paucituberculata, la propuesta de Archer (1984) se basó principalmente en las ideas de Szalay (1982a, 1982b). Archer (1984) diseñó un árbol filogenético que expresaba las relaciones hipotéticas más plausibles a nivel familiar basadas en los caracteres discutidos hasta ese momento en la bibliografía. Dicho árbol estuvo mayormente influenciado por los resultados de análisis serológicos, de la morfología tarsal y de caracteres dentarios. En su filograma, los Caenolestidae resultaron estar más cecanamente emparentados a los Borhyaenoidea, constituyendo ambos un grupo denominado Borhyaeniformes cuyo concepto fue aquel dado por Szalay (1982a). Archer consideró que tentativamente se podrían incluir en este agrupamiento a los Argyrolagidae y Groeberiidae.

Respecto de las conclusiones de Szalay (1982), Aplin y Archer (1987) fueron renuentes a formalizar la monofilia de Borhyaenoidea, Caenolestoidae y Polydolopoidea ya que consideraban que,

más allá de la evidencia tarsal, existía poca evidencia en favor de esta hipótesis. Consideraron que era poco lo conocido de la morfología tarsal de los más primitivos ameridelfios, así como también de los “Borhyaeniformes” polydolopoideos, como para establecer si los rasgos diagnósticos de los Borhyaeniformes constituían caracteres sinapomórficos o simplesiomórficos. Una postura similar fue la adoptada por Marshall (1987) quién consideró a los Borhyaeniformes un taxón parafilético basado en caracteres plesiomórficos.

El concepto de Paucituberculata de Aplin y Archer (1987) difirió poco de aquel dado por Marshall (1987) para sus Polydolopimorphia. Aplin y Archer concordaron con este último autor en considerar a este agrupamiento uno de los clados principales de ameridelfios. El argumento principal en que se basó su monofilia fue el agrandamiento de las cúspides estilares B y D, carácter que fue primero señalado por Marshall (1987). Para Marshall (1987) el agrandamiento de las estilares B y D habría ocurrido una sola vez en la evolución de los marsupiales sudamericanos, por lo que su presencia relaciona a las familias Caenolestidae, Caroloameghinoidea, Polydolopoidea y Argyrolagoidea. Este agrupamiento se vería reforzado por los caracteres compartidos por los representantes más generalizados de cada una de las superfamilias. Cualesquiera fueran las posibles relaciones entre estos grupos, los Caroloameghinoidea constituirían el grupo basal. La relación entre los restantes agrupamientos descansaría principalmente en la homología del primer diente inferior hipertrofiado y procumbente (canino en los Polydolopoidea - Marshall 1982a- o incisivo en los Caenolestidae). Si bien en principio Marshall consideró que en los Argyrolagidae este diente es homólogo al canino (lo que apoyaría una fuerte relación con los Polydolopidae), este autor señaló que cabía la posibilidad de que el diente hipertrofiado fuera en realidad un incisivo, rasgo que vincularía más fuertemente a este grupo con los Caenolestidae. Finalmente, Marshall señaló que una tercera posibilidad sería el desarrollo independiente de la procumbencia en los tres grupos.

Marshall *et al.* (1990) consideraron dos hipótesis de relaciones entre los Caenolestidae, Argyrolagoidea y Polydolopoidea, de acuerdo con las mayores afinidades de este último grupo, ya fuera con los Caenolestidae + Argyrolagoidea o bien con los Didelphoidea. La primera de ellas consideró a los Caenolestidae + Argyrolagoidea como el grupo hermano de los Sparassodonta, basándose en las conclusiones de Szalay (1982a, 1982b) acerca de las similitudes en la morfología tarsal entre estos grupos. La segunda consideró a los Polydolopoidea como el grupo hermano de Caenolestidae + Argyrolagoidea. La primera hipótesis implicaba que el agrandamiento de las cúspides estilares B y D ocurrieron independientemente en Polydolopoidea y Caenolestidae; la segunda asumía que el gran desarrollo de las cúspides estilares B y D ocurrió una sola vez en la evolución de estos grupos y que la centrocrista en forma de “V” apareció dos veces, esto es, en Didelphoidea y Polydolopoidea (y, por extensión, en los Caenolestidae y Argyrolagoidea). En su propuesta clasificatoria otorgaron el rango de orden al agrupamiento de Caenolestidae + Argyrolagoidea, denominándolo Paucituberculata.

A diferencia de sus propuestas anteriores (1982a, 1982b), Szalay (1994) relacionó más estrechamente a los Paucituberculata con los argyrolagoideos y groeberioideos (*i.e.*, Simpsonitheria



Szalay, 1994) que con los Polydolopimorphia y Sparassodonta (Sudameridelphia). Si bien reconoció la existencia de un patrón morfológico tarsal compartido entre cenolestidos y boriénidos, sostuvo que los huesos y articulación tarsales de los cenolestidos despliegan un patrón ancestral a un punto que antedataría la separación entre Caenolestidae, Didelphidae y Borhyaenidae. Sobre las relaciones entre los Caenolestidae y Polydolopidae, y discutiendo el trabajo de Marshall (1987), sostuvo que: (1) no existen sinapomorfias de ningún nivel de confianza, más allá de las de Ameridelphia, compartidas entre los más primitivos (o avanzados) Polydolopimorphia (*Prepidolops*) y los más primitivos (o avanzados) Caenolestidae, (2) no hay homología entre los dientes cortantes de estos grupos, y (3) que es improbable la homología del diente hipertrofiado de la dentición anterior en ambos grupos. Sobre la mayor afinidad entre Paucituberculata y Simpsonitheria, a los que reúne en su Infraorden Glirimetatheria, señaló que una de las similitudes más notables entre Caenolestidae y Argyrolagidae es el grado de desarrollo del trigónido del primer molar, el cual probablemente estaría relacionado con la tendencia original hacia el corte del p3 y m1 de los Caenolestidae.

Dos análisis filogenéticos recientes han incluido grupos extintos y vivientes. El primero fue realizado por Sánchez-Villagra (2001); uno de sus objetivos principales consistió en testear la monofilia de los Paucituberculata *sensu* Marshall *et al.* (1990). Dicho análisis incluyó un único grupo fósil (Argyrolagidae) y estuvo basado en una matriz modificada y ampliada de aquella presentada por Springer *et al.* (1997) para la resolución de las relaciones filogenéticas de todas las familias de marsupiales vivientes. Como resultado, se obtuvo que los Argyrolagidae conformaban con los Caenolestidae un grupo natural fuertemente sustentado.

El segundo análisis, desarrollado por Goin *et al.* (MS-a-), incluyó a la mayor parte de los linajes de marsupiales sudamericanos, mayormente extintos, y dos géneros de Paucituberculata vivientes (*Caenolestes* y *Rhyncholestes*). Como resultado del mismo se obtuvo que (1) los Paucituberculata (Caenolestidae, Palaeothentidae y Abderitidae) y Polydolopimorphia (Argyrolagidae, Polydolopidae y Bonapartheridae) no constituyen un grupo natural y (2) los Paucituberculata están más cercanamente emparentados a los didelfimorfios *Derorhynchus* y *Pucadelphys* que a cualquier otro taxón incluido en el estudio. Las conclusiones de este estudio avalan conclusiones previas de Goin (2003) y Goin y Candela (2004) en las que se desconsideraba a los Polydolopimorphia y Paucituberculata como miembros de un grupo natural. A su vez, estos estudios coincidieron en asignar los Argyrolagoidea a los Polydolopimorphia.

La desvinculación de los Paucituberculata con respecto a los Polydolopimorphia cobró impulso con el mayor conocimiento de la estructura molar de los representantes de ambos grupos. Goin y Candela (1996), en su estudio de *Rosendolops primigenium*, analizaron la evolución independiente de los Polydolopimorphia con respecto a otros grupos de marsupiales. En el estudio de una sorprendente (y relativamente generalizada) fauna de marsupiales del Paleógeno de Perú, Goin y Candela (2004) emprendieron la clasificación formal de los Polydolopimorphia y reconocieron dos agrupamientos

mayores en este orden: los Bonapartheriiformes (Bonapartherioidea + Argyrolagoidea) y Polydolopiformes (véase también Goin, 2003).

De los análisis basados en caracteres anatómicos, y que consideraron sólo a los representantes actuales de las distintas familias de marsupiales, las hipótesis resultantes respecto de las relaciones de los Caenolestidae son las siguientes:

- Los Caenolestidae son el grupo hermano de Peramelidae + (Microbiotheriidae + Diprotodonta) (Springer *et al.*, 1997).
- Los Caenolestidae son el grupo hermano de Australidelphia (incluyendo a los Dasyuromorphia Peramelina, *Dromiciops* y Diprotodontia), (Horovitz y Sánchez-Villagra, 2003).

Tanto el análisis filogenético de Springer *et al.* (1997) como el de Horovitz y Sánchez-Villagra (2003) fueron estudios de máxima parsimonia. Springer *et al.* (1997) tuvieron en cuenta 102 caracteres anatómicos (dentarios, craneanos y postcraneanos, de la anatomía blanda y del esperma) de representantes de todas las familias de marsupiales vivientes. El análisis de Horovitz y Sánchez-Villagra (2003) incluyó caracteres utilizados en estudios previos, además de un nuevo conjunto de caracteres poscraneanos.

Los estudios moleculares desarrollados hasta ahora han corroborado, en gran medida, hipótesis previas sobre la monofilia de muchas familias de marsupiales (para una revisión véase Springer *et al.*, 1997). Sin embargo, no ocurre lo mismo con las categorías superiores, sobre cuyas relaciones aun persisten profundos desacuerdos (Luckett, 1994; Colgan, 1999). En cuanto a las afinidades de los Caenolestidae con otros grupos de Marsupialia se han apoyado, con distinto grado de sustento, la existencia de (1) un grupo monofilético junto con los Didelphidae, *i.e.*, Ameridelphia *sensu* Szalay 1982a y 1982b (Colgan, 1999; Burk *et al.*, 1999; Palma y Spotorno, 1999; Jansa y Voss, 2000), (2) un agrupamiento natural conjuntamente con los peramélidos (Krajewski *et al.*, 1997; Palma y Spotorno, 1999), y (3) relaciones filogenéticas no resueltas debido a la presencia, en la filogenia de los Marsupialia, de una politomía basal conformada por los peramélidos, didélfidos, cenolestidos y un cuarto clado incluyendo a los microbiotéridos más los restantes marsupiales australianos (Kirsch *et al.*, 1991, 1997; Springer *et al.*, 1997).

De las distintas filogenias derivadas de estos análisis moleculares, sólo la de Kirsch *et al.* (1997) fue utilizada como base para una propuesta clasificatoria. Para estos autores, los Paucituberculata constituyen un Orden que contiene a las superfamilias Cenolestoidea, Argyrolagoidea y Groeberioidea. El argumento en el que se basa tal agrupamiento implica, fundamentalmente, la supuesta homología del primer incisivo inferior.

Recientemente fue dada a conocer la primer filogenia basada en evidencia total (Asher *et al.*, 2004). Los datos combinados fueron analizados mediante optimización directa y análisis de sensibilidad; sus resultados fueron comparados con aquellos obtenidos mediante el tratamiento convencional de los

datos moleculares bajo parsimonia y *maximum likelihood*. Usando métodos de optimización directa sobre los datos combinados, *Caenolestes* más los Australidelphia resultaron el grupo hermano de los Didelphimorphia, por lo tanto rechazando la hipótesis del clado Ameridelphia. El resultado de los análisis de los conjuntos de datos por separado tampoco apoyó esta última hipótesis.

### **1.5. Estudios sobre la sistemática y paleobiología de los Paucituberculata**

Con posterioridad a los aportes de Ameghino, Sinclair y Simpson al conocimiento de la diversidad de los Paucituberculata fósiles, distintos trabajos ampliaron nuestro conocimiento sobre la diversidad taxonómica y las relaciones filogenéticas de todos o algunos de los grupos reconocidos dentro del orden. Entre ellos sobresalen las siguientes contribuciones: (1) Reig (1955) realizó una revisión taxonómica de los representantes fósiles de la familia Caenolestidae. (2) Marshall (1980) produjo la primera revisión comprehensiva de los Caenolestidae (= Paucituberculata). (3) Bown y Fleagle (1993) realizaron un análisis sistemático de los representantes de la familia Palaeothentidae. (4) Ortiz Jaureguizar (1997) produjo el primer análisis cladístico de la subfamilia Pichipilinae. (5) Ortiz Jaureguizar (2003) realizó un análisis de similitud de las especies de la familia Abderitidae.

En otras publicaciones se dieron a conocer nuevas especies de Paucituberculata que ampliaron tanto el rango temporal como geográfico conocido para el orden. Entre ellas se cuentan los registros de dos importantes asociaciones de paucituberculados, aquellas del Mioceno Temprano de Chile (Marshall, 1990; Flynn *et al.*, 2002) y del Eoceno Tardío? de Santa Rosa Perú (Goin y Candela, 2004). Asimismo, son relevantes los recientes registros para el Paleoceno Tardío de Brasil y Argentina (Goin *et al.*, MS-a-), Oligoceno Temprano de Argentina (Goin *et al.*, MS-b-), Mioceno Medio de Colombia (Dumont y Bown, 1997) y Mioceno Medio de Bolivia (Goin *et al.*, 2003).

Finalmente, merecen ser mencionados dos estudios recientes sobre aspectos paleobiológicos de los Paucituberculata: los de Ortiz Jaureguizar (2003) y Dumont *et al.* (2000), los que constituyen las primeras aproximaciones en este campo. Aunque principalmente centrados en la familia Abderitidae, también fueron considerados representantes de las restantes familias del orden.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo general**

El propósito del presente trabajo de tesis doctoral es el estudio comprehensivo de los marsupiales Paucituberculata fósiles del Cenozoico sudamericano.

## **2.2. Objetivos particulares**

2.2.1. Realizar una revisión sistemática de los taxones fósiles reconocidos dentro de las familias Caenolestidae, Palaeothentidae y Abderitidae.

2.2.2. Proponer hipótesis sobre las relaciones filogenéticas entre los distintos clados reconocidos; en este contexto, chequear la monofilia de las tres familias tradicionalmente reconocidas dentro del orden.

2.2.3. Evaluar la diversidad alcanzada por los Paucituberculata a lo largo de su historia evolutiva.

2.2.4. Evaluar la significación bioestratigráfica de los Paucituberculata cenozoicos de América del Sur.

## **3. HIPÓTESIS DE TRABAJO**

A los efectos de alcanzar los objetivos propuestos se trabajó sobre las siguientes hipótesis:

### **3.1. Sobre la filogenia y clasificación de los Paucituberculata**

3.1.1. Se reconocen tres grandes agrupamientos (Caenolestidae, Palaeothentidae y Abderitidae) dentro del orden, de los cuales los miembros más primitivos corresponden a los Caenolestidae.

3.1.2. Se reconocen otros agrupamientos entre los distintos miembros del orden.

### **3.2. Sobre el valor bioestratigráfico de los Paucituberculata**

3.2.1. Los Paucituberculata aportan información valiosa al esquema bioestratigráfico sudamericano, especialmente (pero no únicamente) en lo que concierne al Mioceno del Cono Sur.

3.2.2. Los Paucituberculata carecen de valor bioestratigráfico en el esquema del Cenozoico continental sudamericano.

## CAPÍTULO II

### MATERIALES Y MÉTODOS

#### 1. ABREVIATURAS Y TERMINOLOGÍA

##### Abreviaturas institucionales de los repositorios

**AC:** Amherst College Museum, Amherst, Estados Unidos.

**AMNH:** American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos.

**Ar 99:** Número de campo de las colecciones paleontológicas realizadas por el MLP y Universidad de Duke, cuyo repositorio final será el Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Argentina.

**Cenpat:** Colección del Centro Nacional Patagónico (Conicet), Madryn, Pcia. del Chubut Argentina.

**Duke:** Universidad de Duke, Durham, Carolina del Norte, Estados Unidos.

**FMNH:** Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos.

**GHUNLPam:** Colección de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, Argentina.

**LACN:** Natural History Museum of Los Angeles County, California, Estados Unidos.

**MACN-SC:** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (Colección de la provincia Santa Cruz).

**MACN-CH:** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (Colección de la provincia del Chubut).

**MLP:** Museo de Ciencias Naturales de La Plata, La Plata, Argentina.

**MMP:** Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina.

**MNA:** Museum of Northern Arizona, Arizona, Estados Unidos.

**MNHN:** Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

**MNHN-Pal-Bol:** Museo Nacional de Historia Natural, Paleontología, La Paz, Bolivia.

**MCN-PV:** Coleção de Paleovertebrados, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre), Brasil.

**MPEF-PV:** Colección Paleontología de Vertebrados, Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Argentina.

**MSC:** Museo Provincial “Padre Manuel Jesús Molina”, Santa Cruz, Argentina.

**NMNH:** National Museum of Natural History, Washington D.C., Estados Unidos.

**Pic:** (*Picking*) Número de campo de las colecciones paleontológicas realizadas por el MLP y Universidad de Duke, cuyo repositorio final será el Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Argentina.

**PU:** Princeton University, colecciones actualmente depositadas en el Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Estados Unidos.

**SGO PV:** Colecciones de Paleontología de Vertebrados del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

**YPFB Pal:** Colección paleontológica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia, Santa Cruz, Bolivia.

### **Terminología dentaria**

**I:** incisivo superior

**C:** canino superior

**P:** premolar superior

**M:** molar superior

**Mx:** molar superior de *locus* desconocido

**St:** cúspide estilar

**i:** incisivo inferior

**c:** canino inferior

**p:** premolar inferior

**m:** molar inferior

**mx:** molar inferior de *locus* desconocido

**as.:** alvéolo simple, correspondiente a un diente unirradicado de la dentición antemolar.

**a:** alvéolos correspondiente a un diente birradicado.

**r:** raíz dentaria.

### **Medidas**

Las abreviaturas y descripción de las medidas utilizadas se detallan en el capítulo II, punto 3.3.2.

### **Abreviaturas relativas a los análisis filogenético y morfométrico**

**AMPs:** árboles más parsimoniosos

### **Otras abreviaturas**

**aff.:** *affinis*

**Car.:** carácter

**cf.:** *confer*

**c.f.:** confróntese

**Dto.:** Departamento

**Ea.:** Estancia

**e.g.:** ejemplo

**et al.:** y otros

**fig./figs.:** figura/figuras

**gráf./gráfs.:** gráfico/gráficos

**ICZN:** International Code of Zoological Nomenclature

**i.e.:** esto es

**Km:** kilómetro

**Ma:** millones de años

**Mbo.:** Miembro

**pág./págs.:** página/páginas

**Pcia.:** provincia

**s.s.:** *sensu stricto*

**s.l.:** *sensu lato*

**sic:** textual

**vs:** *versus*

## 2. MATERIALES

Para el análisis filogenético se estudiaron los los materiales tipo y referidos que se detallan en los hipodigmas correspondientes en el capítulo Paleontología Sistemática y los especímenes y calcos referidos a las especies que se detallan a continuación:

### *Alphadon clemensi*

MNA V5352, ?M3 izquierdo; MNA V5855, ?M3 izquierdo; MNA V5830, p3-m2 derechos; MNA V5831, m3-4 derechos; MNA V5387, M2 derecho.

Todos los materiales provienen de la Fm. Dakota, Cretácico superior, Cenomaniano. Utah, EEUU.

### *Derorhynchus singularis*

DGM 803-M, maxilar izquierdo con M1-2 y M4; AMNH 49826, mandíbula derecha con m2-4; MNRJ 1348-V, mandíbula derecha con m2-4.

Todos los materiales provienen de la Fm. Itaborai, Paleoceno, Itaborai, Brasil.

### *Didelphis albiventris*

Ejemplares sin número alojados en la colección de Paleontología Vertebrados del MLP.

### *Caenolestes fuliginosus*

MACN 31143, cráneo y mandíbulas asociadas y MACN 31114, mandíbulas izquierda y derecha asociadas

Procedencia: Ecuador

*Lestoros inca*

NMNH 194404, cráneo y mandíbulas asociadas. Machu Picchu, Perú.

*Rhyncholestes raphanurus*

MACN 20625, cráneo y mandíbulas asociadas.

Procedencia. Lago Nahuel Huapí, Pcia. de Río Negro, Argentina.

### 3. MÉTODOS

#### 3.1. Homologías dentarias y nomenclatura

Las fórmula dentaria primitiva propuesta para los Metatheria ha sido la I5/4, C1/1, P3/3, M4/4 con dos variantes de reemplazo dentario, y por lo tanto de homología serial de los dientes postcaninos (cf. Archer 1978 y Locket, 1994). En los Paucituberculata existen distintos grados de reducción y simplificación de los dientes antemolares, aún así fueron propuestas ciertas hipótesis de homología serial para estos dientes. Del mismo modo, respecto a la serie premolar-molar, también fueron propuestas varias hipótesis, pero en este caso en el marco general del reemplazo dentario de los Metatheria. A continuación se discute sobre la problemática del establecimiento de las homologías de la serie antemolar y las propuestas en este trabajo respecto a cada familia de dientes (*sensu* Locket, 1994) en los representantes de este orden.

##### 3.1.1. Dientes antemolares

El carácter hipertrofiado y procumbente del primer incisivo inferior (el más anterior de la serie) de los Paucituberculata se desarrolló de manera similar en los Diprotodonta y fue considerado originalmente más bien un indicio de parentesco entre ambos grupos (Ameghino 1889, 1890, 1891b, 1893; Thomas, 1895b; Sinclair 1905, 1906; Osgood, 1921) que un fenómeno de convergencia (Dederer, 1909; Gregory, 1910; Simpson, 1928). Fue Ride (1962) quien primero hizo explícita una propuesta de homología para el primer diente de la serie dentaria inferior de los Paucituberculata y sostuvo que los incisivos anteriores de éstos y aquellos de los Diprotodonta no son homólogos. Denominó entonces como “pseudodiprotodoncia” la condición presente en los Paucituberculata en contraposición con la de diprotodoncia de los diprotodontes australianos. El número de incisivos, caninos y premolares en ambos grupos no puede ser determinado directamente a partir de la identificación morfológica de los dientes antemolares de individuos adultos debido a que entre el primer diente de la serie (hipertrofiado y procumbente) y el primer molar, algunos o todos los dientes restantes presentan un aspecto de “clavija”



que los hace indiferenciables. Es por esta razón que Ride (1962) basó sus argumentos de homología en los datos conocidos hasta el momento de la embriología dentaria de distintas especies de diprotodontes australianos y en el número de dientes presentes entre el primer incisivo y el primer molar de las especies de paucituberculados extintos y vivientes. Los datos de la embriología dentaria, sólo disponibles para las especies australianas, sustentaban fuertemente la homología del primer incisivo a un i3 (o posiblemente aún un i4), mientras que la presencia de un máximo de entre siete y ocho dientes antemolares en las especies generalizadas de paucituberculados (*e.g.*, *Caenolestes fuliginosus* y *Phonocdromus gracilis*) indicaba que el incisivo anterior procumbente sería homólogo al i1 o i2.

Hershkovitz (1995) consideró al primer incisivo de los Paucituberculata homólogo al i2, pero basándose en un argumento distinto al de Ride. Según este autor (siguiendo a Winge, 1893), en la filogenia de los Marsupialia se habría perdido el primer incisivo inferior mientras que los restantes (incisivos 2 a 5) se habrían apiñado debido a un acortamiento mandibular. A pesar de que el alargamiento de la mandíbula durante la ontogenia genera cierta separación entre los incisivos, aún se refleja el solapamiento de los dientes anteriores en el acuñaamiento del i3 entre los incisivos adyacentes, condición que fue denominada por Hershkovitz como “*staggered*” (Hershkovitz, 1982, 1995). El i3 es así fácilmente identificable y, en el caso de los Paucituberculata, esta condición es observable en el diente inmediato posterior al diente hipertrofiado. La particular morfología del segundo incisivo (homólogo al i3) había sido mencionada previamente, aunque en otros términos, por Sinclair (1906: 420). Sin embargo, y debido a que hasta el momento no se han realizado estudios de embriología dentaria de Paucituberculata vivientes, recientemente Luckett y Hong (2000) han concluido que la homología del diente hipertrofiado en los Paucituberculata es incierta. Además, Luckett y Hong (2000) encontraron que la presencia en escasos ejemplares de *Caenolestes* sp. de cuatro incisivos inferiores, en contra de la presencia más generalizada de tres, resulta una evidencia demasiado pobre como para considerar que la fórmula incisiva inferior de los Paucituberculata conserva el estado primitivo, señalando la posibilidad de que el diente “extra” en la serie inferior pueda tratarse de un diente supernumerario más que representar el *locus* de un incisivo pocas veces portador de un diente erupcionado.

La homología del incisivo hipertrofiado a un i2 también fue propuesta por Goin y Candela (2004) para *Sasawatsu mahaynaq*, un Paucituberculata del Eoceno de Perú. Autores como Marshall (1980, 1990) y Reig (1955) han adoptado, al menos para los incisivos, una nomenclatura descriptiva considerando al primer incisivo inferior de los Paucituberculata como i1. Marshall *et al.* (1990) señalaron como “pseudiprotodoncia” la hipertrofia y procumbencia del primer incisivo al que homologaron con dudas al i1, pero sin brindar argumentos al respecto.

En este trabajo de revisión se corroboró la observación de Hershkovitz (1995) de la condición “*staggered*” del segundo incisivo en numerosos ejemplares de Paucituberculata por lo que aquí se ha optado por seguir dicho criterio de homología y considerar al primer incisivo inferior (*i.e.*, el incisivo hipertrofiado), homólogo al i2.

En relación con la homología serial de los dientes antemolares, en este estudio se verificó la presencia de ocho dientes en ejemplares de las familias más generalizadas del orden (Caenolestidae y Pichipilidae). Si se asume que no existen dientes supernumerarios, entonces los individuos con ocho dientes antemolares (número máximo) podrían contar con una fórmula de 4i, 1c y 3 p. Tal es el caso de varios ejemplares de *Caenolestes fuliginosus* (Osgood, 1924; Gabriel Martin *com pers*), dos ejemplares de *Stilotherium dissimile* (MACN 8467 y PU 15238), un ejemplar de *Phonocdromus gracilis* (AMNH 9593), y dos referidos al Pichipilidae *Phonocdromus* n. sp. A aff. *gracilis* (MLP 82-V-2-113 y MPEF-PV 4877). En el resto de los cenoléstidos y pichipílidos el número de dientes antemolares es de siete. En estos casos es imposible saber cuál es el diente faltante, aunque con seguridad no se trata del i2, i3, p2 o p3. Los i2 e i3 son fácilmente identificables por su morfología, el primero hipertrofiado, el segundo *staggered*. Por otro lado, los p2 y p3 son ambos birradiculados, característica que los diferencia de los incisivos y caninos, todos ellos unirradiculados. El primero presenta en los Paucituberculata una particular relación con el trigónido del m1 (véase descripción de caracteres, capítulo V, 1.3) que permite establecer su *locus* aún en los casos de gran reducción y simplificación (*e.g.*, *Abderites*). El segundo es birradicado en todos los individuos que presentan tanto la fórmula máxima de 8 dientes antemolares como aquellas reducidas a siete. En los individuos con ocho dientes antemolares los dientes entre el i3 y el p2 son indiferenciables, por lo que en los individuos con siete dientes antemolares, el diente faltante podría ser el i4, i5, c o el p1.

Entre los Palaeothentidae se verificó una reducción general a seis dientes antemolares y en algunos ejemplares de *Adestis* a cinco dientes antemolares. Al igual que en los cenoléstidos y pichipílidos, tanto los i2-3 como el p3 son fácilmente identificables. No ocurre lo mismo con el p2. En todos los paleoténtidos que han conservado el diente inmediato anterior al p3, este es unirradicado, con muy pocas excepciones (*e.g.*, MACN 8318 y MACN 8347-8354c referidos a *Palaeothentes minutus*) el alvéolo del diente inmediato anterior al p3 puede estar subdividido por una trabécula ósea, lo que podría indicar la presencia de dos raíces fusionadas. Los dos o tres dientes presentes entre el i3 y el p3 son unirradiculados y morfológicamente iguales (Rae *et al.*, 1996, fig. 9; tipo de *Adestis spegazzinii* Lám. 11, figs. D-F en este trabajo). En este caso, y en comparación con la fórmula máxima de ocho dientes antemolares, los dos o tres dientes faltantes podrían corresponder a alguna combinación entre los i4, i5, c, p1 o p2.

En todos los Abderitidae que han preservado la mandíbula por delante del m1 se cuentan seis dientes antemolares. Al igual que ocurre con los paleoténtidos, el i2, i3 y p3 son diferenciables pero no así el p2; en particular, la condición *staggered* del i3 es claramente observable en el MLP 55-XII-13-145 referido a *Abderites meridionalis*. Todos los dientes entre el i3 y el p3 son unirradiculados, excepto en un sólo ejemplar (MPEF-PV 5847) referido a *Abderites crispus*. En este ejemplar, el diente inmediato anterior al p3 presenta una constricción media que podría denotar la fusión de sus raíces. Tal como ocurre en los paleoténtidos, existen las mismas incertezas en cuanto a los dientes faltantes.

Con relación a la reducción en la serie dentaria inferior de paleoténtidos y abderítidos, Marshall (1980) propuso que ésta habría ocurrido por pérdida de los dos últimos incisivos en el caso de presentarse cuatro dientes unirradiculados y de los dos últimos incisivos más el p2 en el caso de presentarse tres dientes unirradiculados. Como se detalló más arriba, en este trabajo se considera que la homología de los dientes entre el p3 y el i3 no puede establecerse con seguridad y, consecuentemente, no se puede precisar cuales son los dientes faltantes.

La serie antemolar superior de los cenolestidos vivos cuenta con ocho dientes: 4I, 1C, 3P. Los incisivos son morfológicamente distintos entre sí. El más anterior (I2) es grande, aunque no hipertrofiado, y recumbente; los siguientes son todos de corona pequeña y baja; los I3-5 tienen coronas alargada en sentido anteroposterior y disminuyen en largo desde el I3 al I5. El canino es relativamente grande y unirradicado excepto en *Lestoros inca*. Los premolares, todos birradiculados (excepto el P1 de *L. inca*), aumentan de tamaño desde el P1 al P3, existiendo pequeños diastemas entre los P1-2 y entre el P1 y C.

De los Paucituberculata extintos no se conoce la serie antemolar completa, aunque ésta puede ser reconstruida a partir de muy pocos especímenes referidos a sólo dos especies de paleoténtidos, *Adestis maddeni* y *Palaeohentes minutus*. Ambas especies cuentan con siete dientes antemolares. *Adestis maddeni*, cuyo holotipo es un cráneo bien conservado, cuenta con una fórmula antemolar de 3I, C y 3P (Goin *et al.*, 2003). Del mismo modo, *P. minutus*, la especie del género mejor representada por la dentición superior (véase capítulo VI, 1.3.5.2.2.b), cuenta con una fórmula de 3I, C y 3P (Marshall, 1980). Por la morfología de los dos incisivos anteriores de estos paleoténtidos, se puede proponer su homología con los I2-3 de los Caenolestidae mientras que el incisivo más posterior podría corresponder a un I4 o un I5. Por el contrario, los premolares son homologables sin dudas a los P1-3. A partir de la evidencia disponible parece probable que el I4 o I5 habría sido el diente perdido en la serie antemolar superior.

En síntesis, en este trabajo se considera que la fórmula antemolar de la mayoría de los Paucituberculata es incierta. No obstante, se acuerda con Hershkovitz (1995) en que los dos incisivos más anteriores de la serie inferior se corresponden a los i2-3. En los Paucituberculata donde la fórmula dentaria es completa (*i.e.* contando ocho dientes antemolares) los dientes representados serían los i2, i3, i4, i5, c, p1, p2 y p3. En los casos donde existe reducción en el número de dientes por delante del m1 no es posible establecer cual es el diente faltante. En la serie dentaria superior, la fórmula máxima antemolar cuenta con los I2, I3, I4, I5, C, P1, P2 y P3; en los casos donde existe reducción en el número de dientes, los dientes faltantes habrían sido, más probablemente, los posteriores.

### 3.1.2. Serie premolar-molar

En este trabajo se siguió la propuesta de homologías para la serie premolar-molar de Lockett (1993). El criterio de determinación de homologías dado por este autor fue el de desarrollo ontogenético: durante éste se establecen determinadas relaciones epiteliales entre los gérmenes dentarios, sucesionales y deciduos, y las láminas dentaria primaria y sucesional, por lo que es posible determinar a qué serie y

locus pertenece cada diente. Según esta propuesta, durante la ontogenia de los marsupiales existe un reemplazo dentario correspondiente a la sucesión del p3 al dp3. Por lo tanto, la homología serial sería la siguiente: dp1, dp2, p3, m1, m2, m3, m4. Este patrón de reemplazo dentario en los marsupiales ha sido adicionalmente corroborado por evidencias paleontológicas (Ciffelli *et al.*, 1996; Ciffelli y de Muizon, 1998). Esta propuesta se encuentra en contraposición a la interpretación de Archer (1978) de reemplazo dentario en donde el m1 (primer molar de una serie de cinco molares) es reemplazado por un p3. Esto implicaría la siguiente serie de homologías: p1, p2, p3, m2, m3, m4, m5 la cual fue considerada para los paucituberculados por Marshall (1990). Si bien previamente se había creído que los Paucituberculata carecían de reemplazo dentario (Archer, 1978; Marshall, 1980), un estudio reciente (Luckett y Hong, 2000) señaló que los Paucituberculata se caracterizan por una erupción tardía del p3 el cual es precedido por un dp3 diminuto, el cual probablemente nunca erupciona.

En el caso de los abderítidos la homología del P3 y de los molares merece aclaración. En los primeros estudios de revisión llevados a cabo por Marshall (1976, 1980) lo que en este estudio es considerado el P3 en *Abderites* y *Pitheculites* fue interpretado como el primer molar (M1) de una serie de cuatro molares. Posteriormente, Marshall (1990) lo homologó al primer molar (M2) de una serie de cinco molares, mientras que Marshall *et al.* (1990) lo homologaron al P3, e interpretaron que éste presenta como antagonista oclusal el segundo molar inferior (m2) de una serie de cinco molares. Finalmente, Dumont *et al.* (2000) lo homologuean a un P4 en *Abderites*, mientras que para *Pitheculites minimus* señalaron, en la descripción del ejemplar tipo de esta especie, como alvéolos del M1 lo que aquí ha sido interpretado como alvéolos del P3 (véase Cap. VI, 1.3.6.2.a).

### 3.1.3. Cúspides y crestas de los molares

En estudios previos, la posibilidad de reconocer la homología de las cúspides y crestas de los molares estuvo limitada en gran medida por la completitud y estado de preservación de los materiales estudiados. En la actualidad no sólo se cuenta con numerosos ejemplares, algunos de ellos en excelente estado de preservación, sino que, además, el conocimiento de nuevas especies con patrones molares plesiomorfos, permitió la reinterpretación de muchas estructuras dentarias.

Con el fin de aclarar la propuesta de homologías y la nomenclatura utilizada en este trabajo, en las figuras 4 a 10 se muestran los esquemas del patrón molar plesiomorfo para los marsupiales, así como también las morfologías molares representativas de los principales grupos de Paucituberculata.

Molares superiores. La nomenclatura y homología de cúspides y crestas en este trabajo está fundamentalmente basada en la propuesta de Goin y Candela (2004) y Goin *et al.* (MS-a-). En cuanto a las cúspides se reconoce la siguiente correspondencia topológica: cúspide anterolabial = StB, cúspide posterolabial = StC+D, cúspide anterolingual = protocono, cúspide posterolingual = metacónulo, cúspide lingual a la StB = paracono, cúspide lingual a la StC+D y labial al metacónulo = metacono.

La homología de las cúspides más labiales de los molares superiores con las estilares fue primero propuesta por Osgood (1921:120-126). En la descripción de los molares superiores de *Caenolestes*, Osgood señaló que, sin establecer homologías en el marco de la teoría de Cope-Osborn, las cúspides labiales corresponderían al paracono y metacono y las linguales al protocono e hipocono, mientras que denominó “cónulo intermedio” a la cúspide basal y lingual al metacono. Sin embargo, más adelante (Osgood 1921:122-124) realizó una discusión acerca de la entidad de estas cúspides en el contexto de las teorías propuestas hasta entonces sobre el origen del molar cuadrangular de los Falangeridae, similar en muchos aspectos a aquel de *Caenolestes*. Osgood concluyó que las cúspides labiales del molar cuadrangular de *Caenolestes* constituían cúspides estilares, las cuales se habrían fusionado con el paracono y metacono y, consecuentemente, el “cónulo intermedio” representaba en realidad un metacono vestigial. Para Osgood, considerar la formación de un molar cuadrangular por fusión de estilos y metacono requeriría asumir muchos menos cambios que en las hipótesis propuestas previamente, en donde ese patrón molar surgiría por reducción y desaparición de estilos y neoformación de cónulos.

En su revisión de los Abderitinae (=Abderitidae), Marshall (1976) nominó a las cúspides principales por su posición en el molar: labiales y linguales. Con posterioridad Marshall (1980), basó su interpretación de las cúspides en la descripción, pero no así en la discusión, dada por Osgood (1921). Así, identificó como paracono y metacono a las cúspides anterolabial y posterolabial respectivamente y protocono e hipocono a las anterolingual y posterolingual, además de un cónulo intermedio en la base del metacono (Marshall, 1980 fig 5b). La reducción de la repisa estilar fue entonces considerada por Marshall (1980:126) como un carácter derivado de los Caenolestidae (= Paucituberculata). Más tarde Marshall (1987:140) reinterpretó la homología de las cúspides labiales como StB y StD, a las linguales como protocono y metacónulo expandido y al “cónulo intermedio” como metacono. Hasta ese momento no se contaba con las grandes colecciones de Paucituberculata que existen en la actualidad, por lo que Marshall desconoció la presencia de un paracono y juzgó que esta cúspide estaba ausente en el grupo. Marshall *et al.* (1990) siguieron la propuesta de Marshall (1987) pero sólo para las cúspides StD, StB, metacono y protocono y consideraron a la cúspide posterolingual como un “hipocono”.

Bown y Fleagle (1993) no realizaron una propuesta de homología para las cúspides labiales; sin embargo, homologaron las cúspides linguales con el protocono e hipocono. Además, mencionaron la presencia de un “protocónulo” en el M1 de *Palaeothentes migueli*. Debido a que dichos autores no hicieron explícita la nomenclatura dentaria utilizada en su trabajo, es difícil precisar a qué cúspide hicieron referencia bajo la denominación de “protocónulo”. En la discusión del origen de los Palaeothentidae, Bown y Fleagle (1993: 71) tomaron en consideración las ideas de Marshall (1980) sobre la presencia de rasgos generalizados en *P. minutus*, en particular la presencia de un “cónulo intermedio” en los molares superiores. Según estos autores, “The ‘intermediate conule’ is mutable in relatively unworn specimens of *P. minutus*, from being well developed to practically absent. A conule also appears in the same locus in some specimens of *P. intermedius* and *P. aratae*, and its only relationship to developments in the Caenolestidae is almost certainly a convergent one” (Bown y Fleagle, 1993:71).

Respecto a esta afirmación, y a partir de los resultados del presente trabajo de revisión, se puede decir que el metacono ('cónulo intermedio') está presente en todos los paleoténtidos (ver descripción de los caracteres capítulo V, 1.3, carácter 64) y su presencia en esta familia y en los "Caenolestidae" constituye más bien una simplesiomorfía que un carácter surgido dos veces (ver resultados del análisis filogenético).

En los análisis filogenéticos de Springer *et al.* (1997), Sánchez-Villagra (2001) y Horovitz y Sánchez-Villagra (2003) se consideró como caracteres para los Caenolestidae, la posición del paracono y metacono en el margen bucal de los molares (caracteres 6<sup>2</sup>, 6<sup>2</sup> y 154<sup>1</sup> respectivamente) y el tamaño igual del paracono respecto del metacono (caracteres 7<sup>1</sup>, 7<sup>1</sup> y 155<sup>1</sup> respectivamente). Según esta asignación de estados de carácter para los Caenolestidae se interpreta aquí que en dichos análisis se consideró a las cúspides labiales como homólogas al paracono y metacono. A diferencia de las interpretaciones de dichos autores, en este trabajo se interpreta que las cúspides labiales corresponden a cúspides estilares y que el paracono siempre es de menor tamaño que el metacono, llegando en algunos casos a ser vestigial (*Rhyncholestes raphanurus*) o incluso a estar ausente (*Stilotherium dissimile*, *Caenolestes fuliginosus*).

Como se señaló más arriba, en este trabajo se considera que las cúspides labiales son homólogas a las StB y StC+D. En particular, la propuesta de correspondencia de la cúspide posterolabial con la cúspide resultante de la fusión de las StC y StD fue tomada de Goin *et al.* (MS-a-), quienes infirieron dicha homología a partir de la comparación de la morfología de las cúspides estilares del Paucituberculata basal *Dracolestes* y aquella de los Derorhynchidae. En el análisis filogenético de Goin *et al.* (MS-a-) *Derorhynchus* resultó el grupo hermano de los Paucituberculata. Los Derorhynchidae constituyen un pequeño grupo de didelfimorfios paleógenos entre los que se cuentan los géneros *Derorhynchus* y *Pauladelphys*. En *Derorhynchus* y *Pauladelphys*, así como en una serie de derorrínquidos indeterminados, la StB constituye una gran cúspide anterolabial que se enfrenta labiolingualmente al paracono. Por detrás de la StB existen dos cúspides de menor tamaño, las que ocupan posiciones equivalentes a las StC y StD de otros didelfimorfios generalizados. En *Derorhynchus* ambas cúspides se encuentran ubicadas muy próximas una de otra, mientras que en *Pauladelphys* están parcialmente fusionadas en la base. Por otro lado, en *Dracolestes* existe una única cúspide relativamente pequeña posterior a la StB, la cual ocupa una posición intermedia a la StC y StD. Dada esta distribución del carácter, Goin *et al.* (MS-a-) propusieron a modo de hipótesis que la cúspide inmediata posterior a la StB en los Paucituberculata es el producto de la fusión de las estilares StC y StD.

Molares inferiores. La homología de las cúspides y crestas de los molares inferiores es discutida en detalle en la descripción de los caracteres del Análisis filogenético (capítulo V, 1.3). En los Marsupialia, la nomenclatura de las crestas de los molares ha sido tomada y modificada de diferentes maneras (c.f. Crochet, 1980 y Reig *et al.*, 1987) por lo que en este trabajo se sigue una nomenclatura combinada de distintos autores. Al igual que en los molares superiores, para los inferiores la nomenclatura se basó principalmente en aquella propuesta por Goin y Candela (2004). Del mismo modo que Goin y Candela (2004) aquí se consideró que la paracrística está formada por dos porciones: la postparacrística (desde el

paracónido hacia el protocónido) y la preprotocrístida (desde el protocónido hacia el paracónido). En cambio, se prefirió el término protocrístida (en vez de metacrístida en Goin y Candela, 2004) debido a su uso más generalizado. Al igual que en la paracrístida se reconocieron dos segmentos, denominados postprotocrístida (desde el protocónido hacia el metacónido) y postmetacrístida (desde el metacónido hacia el protocónido).

### **3.2. Análisis Filogenético**

Con el objetivo de establecer una hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies de Paucituberculata se aplicó el método de la sistemática filogenética o cladística. La formulación original de esta metodología es atribuida a Wilhelm Hennig, aunque muchos de sus principios fueron desarrollados por autores previos (véase Morrone, 2000). Hennig (1968) ubicó a la sistemática filogenética como una disciplina de la Biología que tiene por objeto reconstruir las relaciones de parentesco entre las especies, las cuales presentan un ordenamiento jerárquico: el sistema filogenético. En este sentido, las clasificaciones deben reflejar las relaciones jerárquicas producto de la evolución. Las relaciones filogenéticas entre los organismos son representadas por diagramas jerárquicos ramificados, donde cada agrupamiento queda determinado por la presencia de caracteres derivados compartidos por sus miembros (sinapomorfías). Cada agrupamiento contiene al antecesor común y a todos sus descendientes constituyendo grupos denominados monofiléticos. La expresión moderna de la cladística es, en cuanto a método, la búsqueda de los árboles (cladogramas) que expliquen la mayor cantidad de similitudes por ancestralidad común (similitud homóloga). Esto es equivalente a buscar aquellos árboles que minimicen los orígenes independientes de los caracteres, lo cual conduce a similitud homoplásica (*i.e.* paralelismos y reversiones). El criterio aplicado en dichas búsquedas es el de parsimonia o simplicidad: él o los árboles que mejor expliquen los datos serán aquellos que impliquen la menor cantidad de hipótesis *ad hoc* (homoplasias). El método cladístico puede verse así como una forma especial de usar las clasificaciones para describir los caracteres (Goloboff, 1998). El análisis filogenético realizado siguió varias etapas, las que se describen a continuación.

#### **3.2.1. Selección de los taxones**

Con el objetivo de testear las hipótesis previas sobre la diversidad de los Paucituberculata se consideró como grupo interno a la casi totalidad de las especies de paucituberculados conocidos hasta el momento, más aquellas especies que se dan a conocer en este trabajo (véase el Análisis Filogenético, capítulo V). El criterio de elección de los grupos externos fue realizado conforme al testeo de la monofilia del grupo interno y la determinación de la dirección de cambio en las series de transformación. Para ello

se eligió más de un taxón, cuya condición de grupo externo fue el resultado de un análisis filogenético previo (Abello *et al.*, 2004; Goin *et al.*, MS-a-). Dicho análisis evaluó a los géneros más representativos de los Paucituberculata conjuntamente con la mayor parte de los linajes de marsupiales sudamericanos (*e.g.*, Microbiotheriidae, Polydolopidae y Argyrolagidae). Como resultado se corroboró la monofilia del clado definido como Paucituberculata, por fuera del cual se ubicaron *Derorhynchus*, *Pucadelphys* y *Alphadon*, como sucesivos taxones hermanos. En este estudio, entonces, se incluyeron como grupos externos a *Alphadon clemensi*, *Derorhynchus singularis*, *Pucadelphys andinus* y *Didelphis albiventris*.

### 3.2.2. Análisis de los caracteres

En esta etapa, y al igual que en la delimitación de las especies extintas, se puso especial énfasis en el análisis de la morfología mandibular y, principalmente, dentaria. Se consideraron 75 caracteres y 191 estados de carácter, la descripción de los cuales se brinda en el Análisis filogenético (capítulo V, 1.3). Las propuestas de homología primaria (de Pinna 1991; “*topographic identity*” *sensu* Brower y Schawaroch, 1996) para las distintas estructuras reconocidas fue discutida más arriba (véase en este capítulo el punto 3.1) y en la descripción de los caracteres (capítulo V, 1.3).

Este análisis incluyó 53 especies extintas y sólo cuatro especies vivientes (*Didelphis albiventris*, *Caenolestes fuliginosus*, *Rhyncholestes raphanurus* y *Lestoros inca*); entre las primeras, muchas se encuentran representadas por materiales sumamente fragmentarios. Esta ausencia de evidencia es reflejada en la matriz de datos por numerosas entradas ausentes. Sin embargo, no todas ellas son producto de la naturaleza fragmentaria de los restos sino también de la inaplicabilidad de los caracteres. La condición de dato ausente e inaplicable así como su tratamiento en este trabajo son discutidas brevemente a continuación, donde se explicita el modo en que los datos ausentes e inaplicables fueron considerados. Del mismo modo, el tratamiento de los caracteres multiestado y polimórficos es detallado más abajo.

*Datos ausentes.* Según de Pinna (1991) el establecimiento de homologías consta de dos estadios. El primero consiste en la propuesta de homologías en base al criterio de similitud en estructura y posición (homología primaria). En el segundo, esas hipótesis se ponen a prueba y pueden ser corroborada luego de hallar el árbol filogenético que mejor se ajuste a los datos (homología secundaria). En un análisis cladístico la matriz de datos es entonces un conjunto propuesto de homologías primarias y es considerada el principal determinante de los resultados (Hawkins *et al.*, 1997; Bryant, 1989). Los análisis filogenéticos que incluyen taxones extintos, frecuentemente representados por materiales incompletos, se encuentran con la imposibilidad de proponer homologías primarias para las estructuras faltantes. Como consecuencia, en la primera etapa del análisis se incorporan datos ausentes a la matriz de datos. En Paleontología, estos datos ausentes son comunmente vistos como un problema que conduce a la generación de múltiples árboles igualmente parsimoniosos y a la ambigüedad de los resultados. Sin



embargo, estudios recientes de simulación señalan que en algunos casos los taxones incompletos no disminuyen significativamente la exactitud filogenética. Entre las soluciones que se han propuesto al problema de los datos ausentes se cuentan la eliminación de los taxones o caracteres que superan cierto porcentaje de entradas ausentes o la utilización de métodos de consenso alternativos al consenso estricto (para una revisión ver Kearney y Clark, 2003 y Wiens, 2003). Wilkinson (1995, 2003) propuso el método “Safe Taxonomic Reduction” (STR) que apunta a la exclusión de taxones de una matriz de datos, a condición de que se trate de equivalentes taxonómicos: aquellos taxones que contribuyen con gran cantidad de entradas ausentes y también se solapan completamente en estados de carácter con otros taxones de la matriz. Los taxones equivalentes no contribuyen con información única y pueden ser eliminados del análisis sin modificar las relaciones entre los restantes. Este método es menos subjetivo que la eliminación por un porcentaje determinado de datos ausentes y no elimina a aquellos taxones que pueden ser flotantes a causa de caracteres en conflicto o una combinación de éstos más datos ausentes.

Según Wilkinson (1995), la equivalencia entre taxones puede ser de cuatro tipos: *efectiva*, en la cual los equivalentes presentan los mismos estados de carácter para todos los caracteres filogenéticamente informativos; *potencial simétrica*, en la que en ambos taxones algunos caracteres son codificados como datos ausentes pero los restantes presentan los mismos estados de carácter; *potencial asimétrica unidireccional*, cuando las entradas ausentes se concentran en alguno de los equivalentes taxonómicos; *potencial asimétrica bidireccional*, cuando ambos taxones presentan entradas ausentes para uno o más caracteres que son codificados en el otro.

En este trabajo se aplicó el método STR mediante el programa TAXEQ3 (Wilkinson, 2001); su aplicación tuvo como objetivo minimizar el efecto de los datos ausentes y obtener sumarios más completos de las relaciones estrictamente soportadas por los datos (véase más abajo).

*Caracteres inaplicables.* El análisis cladístico asume que la diversidad de los organismos tiene una estructura jerárquica, la cual es inferida empíricamente usando caracteres; así, los caracteres forman una jerarquía inclusiva complementaria. La jerarquía de caracteres implica que una estructura y las distintas formas que puede adoptar (variable del carácter) son lógicamente dependientes y cada variable de carácter presenta una relación unidireccional única con la parte (estructura). Los caracteres inaplicables ocurren cuando algunos taxones presentan varias formas de una estructura y otros carecen de ella (Maddison, 1993). Hasta el momento, los programas de computación para la reconstrucción filogenética no cuentan con algoritmos que discriminen entre los datos ausentes y los caracteres inaplicables (Platnick *et al.*, 1991; Hawkins *et al.*, 1997), por lo que el tratamiento de estos últimos se vuelve problemático y se traslada a la forma en que éstos son codificados. Se han propuesto varias formas de codificación, las cuales asumen distintos supuestos; éstos generan problemas para dar cuenta de la naturaleza jerárquica de los caracteres y, consecuentemente, pueden violar propiedades fundamentales como la homología, independencia y no-redundancia (Lee y Bryant, 1999; Strong y Lipscomb, 1999). Algunos de los métodos propuestos son los siguientes:

- Codificación de caracteres por separado: la estructura y las variables de la estructura son codificadas por separado. En este tipo de codificación se mantiene la independencia transformacional, lo que es consistente con el establecimiento de homología primaria y permite diagnosticar un clado a un apropiado nivel jerárquico, pero no da cuenta totalmente de la dependencia lógica entre la parte y la variable del carácter (Lee y Bryant, 1999). Además, aquí se trata a los caracteres inaplicables como datos ausentes y, por lo tanto, a través de la optimización, se pueden asignar estados de carácter a los taxones en los que la parte está ausente.
- Codificación de los caracteres fusionados: la estructura y las variables de la estructura son fusionadas en un único carácter multiestado. En esta forma de codificación se da cuenta totalmente de la dependencia lógica entre la estructura y las variables, pero se viola la independencia de las series de transforación y el establecimiento de homología primaria. Este tipo de codificación puede volver informativos a los caracteres inaplicables en caso de que la ausencia no sea una condición plesiomórfica (Strong y Lipscomb, 1999).
- Codificación binaria presencia/ausencia: se divide un carácter complejo en otros múltiples y se codifican los estados inaplicables como ausencia. Debido a que la ausencia se codifica varias veces se violan los criterios de independencia y de no-redundancia (Strong y Lipscomb, 1999).

Otra propuesta para el tratamiento de los caracteres inaplicables fué la utilización de una matriz de pasos con pesado diferencial para el carácter multiestado resultante de una codificación por fusión de la parte y las variables de carácter (Maddison, 1993). Sin embargo, es difícil de justificar el peso diferencial dado a cada estado de carácter, así como el pesado del carácter en relación a otros caracteres (Lee y Bryant, 1999).

Para Lee y Bryant (1999), la codificación de un multiestado encierra menos información filogenética que la codificación separada y sugieren que cada investigador debe considerar los supuestos que encierra cada opción de codificación y evaluar cuáles está dispuesto a aceptar en cada caso particular. La codificación de los caracteres inaplicables como no comparables fue la opción sugerida por Strong y Lipscomb (1999) y Hawkins *et al.* (1997).

En este estudio se optó por la codificación de los caracteres por separado debido a que, como se detalló más arriba, esto permite retener más información filogenético (caracteres 19, 25, 26, 61, 65, 66, 67, 68 y 72).

*Caracteres polimórficos.* Los caracteres polimórficos ocurren cuando un taxón terminal presenta, para ese carácter, más de un estado (Nixon y Davis, 1991; Kornet y Turner, 1999). El programa de computación

utilizado para el análisis filogenético bajo parsimonia (TNT, véase más abajo), permite codificar a los caracteres polimórficos como tales, por lo que aquí fueron tratados de esa manera.

*Caracteres continuos.* Entre los caracteres incluidos en el análisis filogenético se cuentan caracteres cualitativos, un carácter cuantitativo merístico (carácter 5) y una serie de caracteres cuantitativos continuos. La cuantificación de estos últimos, si bien es teóricamente posible, en la práctica se torna técnicamente muy difícil y imprecisa. Es por ello que estos caracteres fueron, en su mayoría, expresados como diferencias relativas de tamaño entre estructuras al tiempo que se brindaron parámetros adicionales para el reconocimiento de los estados del carácter. Por ejemplo, en los caracteres 62 y 65 (véase más abajo), que se refieren al grado de reducción del paracono o metacono en relación a las StB y StD respectivamente, se precisó que el grado de reducción va acompañado de la diferenciación o no de crestas anteriores y posteriores a dichas cúspides. En los caracteres 71 y 33, referidos al largo del cíngulo anterior del primer molar superior y de los cíngulos anterobasales de los molares inferiores, se tomaron determinados puntos de referencia para establecer su largo relativo; en el caso de los cíngulos anterobasales es el límite posterior del protocónido y en cuanto al cíngulo anterior del M1, la referencia es el paracono o, en los casos donde esta cúspide está ausente, el extremo distal de la protocrista.

Por otro lado, la cuantificación de ciertos caracteres, como el tamaño de los p3 (Car. 6) y P3 (Car. 49) fue factible y los estados de carácter fueron expresados como índices (Tablas) luego de su estudio mediante un análisis estadístico multivariado (véase más abajo). El tamaño relativo del metacónulo (Car. 57) sólo pudo ser medido en escasos especímenes por lo que no fue incluido en ningún análisis estadístico y fue expresado en forma de índice (Tabla 9.f).

*Caracteres multiestado.* El ordenamiento *a priori* de un carácter multiestado requiere de la referencia a un proceso evolutivo particular (Hauser y Presch, 1991). En este trabajo se optó por considerar a todos los caracteres multiestado (*e.g.*, caracteres 2, 14, 16 y 33) como no ordenados, es decir, se asumió para esos caracteres que todas las posibles relaciones evolutivas entre los estados de carácter fueron igualmente probables.

*Pesado de caracteres.* Los caracteres homoplásicos pueden ser vistos como la discordancia entre el árbol y el carácter. Cuantos más pasos adicionales presente un carácter, menos confiable será en cuanto a la predicción del árbol y, probablemente, de los caracteres aún no observados (Goloboff, 1993). El pesado diferencial de los caracteres según su homoplasia constituye una forma de maximizar la confiabilidad de los caracteres. En este estudio se implementó el método propuesto por Goloboff (1993), el cual utiliza como función de pesado el ajuste (*fit*) de un carácter *i* al árbol según la ecuación:

$$fit_i = \frac{k}{e + k}$$

donde  $k$  es una constante que determina la concavidad de la función y  $e$  es la cantidad de pasos adicionales del carácter individual  $i$  en el árbol evaluado. Durante su aplicación se busca maximizar el Fit total ( $\sum \text{fit}_i$ ) para hallar el árbol más parsimonioso. La variación de  $k$  (entre 1 y 100 en el programa TNT) va a implicar el mayor o menor “castigo” de la homoplasia. A valores bajos de  $k$  la función se hace cóncava y asigna mayor peso a los caracteres más homoplásicos, mientras que a valores altos la función se torna asintóticamente similar a la función lineal de pesos iguales.

Dada la congruencia con los restantes caracteres, la homoplasia, y por lo tanto el peso de cada carácter, son determinados durante la búsqueda. En este sentido, y a diferencia del “*successive weighting*” (Farris, 1969), este proceder no es iterativo. Esto permite salvar los problemas relacionados a la dependencia de los pesos iniciales y, en algunos casos, la falta de autoconsistencia (*i.e.*, árboles hallados que no son los más cortos bajo los pesos que ellos implican) (Goloboff, 1993). Este método fue llevado a cabo mediante el programa TNT.

### 3.2.3. Obtención de cladogramas

Para obtener los cladogramas se utilizó el programa de computación TNT versión 1.0 (Goloboff *et al.*, 2003). Debido a que la cantidad de taxones incluidos superaba el límite para una solución exacta (búsqueda exhaustiva de virtualmente todos los árboles posibles), la matriz de datos se analizó mediante una búsqueda heurística o de prueba y error, la cual, si bien es confiable, no da garantías de encontrar el árbol más parsimonioso (Goloboff, 1998). Los algoritmos de búsqueda utilizados fueron TBR (*Tree Bisection Reconnection*) y SPR (*Subtree Pruning Regrafting*). La edición de la matriz de datos y de los árboles fue hecha mediante el programa WinClada versión 0.9.9 (Nixon, 1999).

### 3.2.4. Determinación de la dirección de cambio

El análisis de parsimonia no requiere una determinación *a priori* del estado primitivo (plesiomórfico) o derivado (apomórfico) de los estados de carácter. Esa condición resulta del enraizamiento del árbol (ubicación del nodo basal), el cual conduce automáticamente a la determinación de la dirección del cambio en las series de transformación (Farris, 1982). La ubicación de la raíz tiene que ver con la definición del grupo interno, conformado por los taxones cuya genealogía se pretende reconstruir, y la elección del o los grupos externos, es decir, de aquellos taxones que se relacionan con el grupo interno por compartir sinapomorfías más inclusivas (Nixon y Carpenter, 1993). En este estudio la elección de los grupos externos (véase detalle de los taxones en los puntos 3.2.1. de este Cap. y el punto

1.1, Cap. V) estuvo basada en los resultado de una filogenia previa (Goin *et al.*, MS-a-) que testeó la monofilia de los Paucituberculata incluyendo a los géneros más representativos de este clado y a la mayor parte de los linajes de marsupiales sudamericanos.

### 3.2.5. Sumario de los resultados

Una forma de realizar un sumario de la información provista por múltiples AMPs es la aplicación de métodos de consenso. En este trabajo se aplicaron dos de estos métodos: consenso estricto y *agreement subtree*. El consenso estricto produce un árbol que representa todas las relaciones no ambiguas de un conjunto de AMPs, incluyendo la totalidad de los taxones analizados. Dicho de otra manera, incluye solamente aquellos componentes (grupos monofiléticos) que están replicados en todos los AMPs (Wilkinson, 1994). El método denominado *agreement subtree* construye un árbol de consenso con un número reducido de taxones respecto de los árboles más parsimoniosos de origen. Los taxones removidos son aquellos que, debido a su particular combinación de estados de carácter, fluctúan en distintas posiciones en los diferentes AMPs. La eliminación de estos taxones fluctuantes conduce a una mejor representación de la topología común compartida por dos o más AMPs. Este método es conocido también como *common pruned trees* (Bryant, 2002; Wilkinson y Thorley, 2001).

Cuando existe ambigüedad en los resultados ésta se expresa en los cladogramas de consenso estricto (pero también en otros tipos de consenso) en forma de politomías. La generación de politomías en ciertos nodos se debe a la información presente en los taxones que las forman, los cuales pueden ser inestables debido a la presencia de datos ausentes, contradictorios o una combinación de ambos. Debido a que la ambigüedad de los resultados puede tener distintas causas, no debe ser tratada de una única manera (Kearny, 2002). Kearny (2002) propuso una estrategia metodológica para aquellos análisis que incluyeran taxones fragmentarios y que se encuentren con esta problemática. En un primer paso debe realizarse un cladograma de consenso estricto que permita establecer las principales áreas de acuerdo entre el conjunto de AMPs. Dado que el método de consenso estricto identifica la subestructura común a todos los AMPs, por exclusión, también determina las áreas de conflicto entre ellos. Si existen tales áreas de conflicto, el segundo paso es la aplicación del STR, el cual conduce a la eliminación de toda la ambigüedad debida solamente a los datos ausentes (véase más arriba). Si se aplica el STR y luego se realiza un consenso estricto, se puede lograr una mejor resolución de las relaciones entre los taxones sin perder información filogenética. Pero si aún persisten politomías, éstas se deben a que aún existe cierta ambigüedad en las relaciones entre los taxones. El origen de esa ambigüedad puede ser explorada y se puede rescatar cierta información común al conjunto de AMPs por la eliminación de los taxones conflictivos. Esto último puede lograrse mediante la aplicación de un método tal como el *agreement subtree*.

En este trabajo, la utilización de ambos tipos de consensos tuvo como objetivos determinar el origen de la ambigüedad presente en ciertos nodos y recuperar la mayor cantidad de información filogenética común a los AMPs.

Los algoritmos implementados para ambos métodos de consenso fueron los provistos por TNT.

### 3.2.6. Medición del soporte de los clados

Como una expresión de la confianza de los datos, los resultados de este análisis fueron evaluados mediante dos métodos de soporte: *jackknifing* (J) y diferencias de frecuencias de grupos presentes *versus* contradichos (G-C) (Farris *et al.*, 1996; Goloboff *et al.*, 2003).

El método de *jackknifing* se basa en remuestreos de caracteres de la matriz. Estos remuestreos (réplicas) se realizan una cierta cantidad de veces, teniendo los caracteres la misma probabilidad ( $p$ ) de ser eliminados (Farris *et al.*, 1996). Este método permite determinar con qué frecuencia un grupo dado tiene está presente en los árboles óptimos (Goloboff, 1998). En este trabajo se realizaron 1000 réplicas con un  $p=0.036$ . Los valores de soporte significativos son aquellos mayores o iguales a 50.

La diferencias de frecuencias G-C (Goloboff *et al.*, 2003) constituyen una medida del soporte de un clado que resulta de la diferencia entre la frecuencia del grupo en cuestión y la frecuencia del grupo contradictorio más frecuente. Los valores G-C varían entre -1 (máxima contradicción) y 1 (máximo soporte).

### 3.3. Análisis morfométrico

La variación de tamaño de los organismos está usualmente asociada a la variación en su forma. Salvo en caso de isometría (donde la variable de forma se modifica en una proporción constante respecto a la de tamaño), la co-variación entre tamaño y forma implica una relación cambiante entre ambas variables. Esta relación, denominada alometría, puede presentarse durante el crecimiento de un individuo (alometría ontogenética), entre individuos de una misma población y edad (alometría estática) o entre especies emparentadas (alometría evolutiva) (Cock, 1966; Klingenberg, 1998). Cuando se realiza una comparación morfológica entre grupos de individuos (*e.g.*, especies o poblaciones), la variabilidad debida a alometría ontogenética y/o estática puede interferir en dichas comparaciones, de forma que la variación intra-grupo invalida la discriminación entre los grupos (Klingenberg, 1996). Es así que las comparaciones deberían llevarse a cabo idealmente en términos de variación de forma libre del efecto producido por el tamaño o en términos de variación de tamaño, si es que último aspecto es relevante para el estudio (Reist, 1985). Si bien este es un problema especialmente importante en estudios morfométricos de organismos con crecimiento indeterminado, también resulta de interés en relación a organismos con crecimiento determinado. En la morfometría tradicional han sido propuestas diversas metodologías estadísticas de

corrección del efecto del tamaño, tanto de tipo univariadas como multivariadas. En el campo de la alometría multivariada, Jolicouer (1963) propuso que en un análisis de componentes principales (ACP), el primer componente principal (CP 1), estimado a partir de una matriz de covarianzas de medidas transformadas a logaritmos, constituye la generalización multivariada de la alometría simple. A partir de esta generalización, Burnaby (1966) propuso una metodología para analizar independientemente la forma luego de eliminar de un conjunto de datos multivariados el factor de crecimiento (CP 1), proyectando los datos en un subespacio ortogonal a dicho factor. El ACP convencional, calculado a partir de una matriz total de covarianzas, es un método adecuado cuando se trata del estudio de un único grupo, pero cuando lo que se intenta es la comparación de varios grupos, resulta más adecuada la aplicación de un ACP multigrupo (Thorpe, 1988) o un análisis de componentes principales comunes (Airoldy y Flury, 1988). Estos métodos se basan en la construcción de matrices de varianza-covarianza por grupo y luego una matriz de consenso a partir de la cual se extraen los eigenvectores y eigenvalores. Para la aplicación de los ACP multigrupo las matrices de varianza-covarianza de los grupos tienen que cumplir con la condición de homocedasticidad (igualdad de varianzas). En cambio, el análisis de componentes principales comunes (ACPC) no presenta dicha restricción. Ambos métodos serán efectivos en la discriminación de la variación intra e inter-grupo en la medida en que los grupos comparados presenten un patrón alométrico común (Klingerberg, 1996).

El objetivo del presente análisis fue realizar una comparación morfométrica multivariada entre las distintas especies de Paucituberculata minimizando el efecto del tamaño. Los Paucituberculata están representados por restos mandibulares y dentarios, principalmente de la dentición inferior. A partir de dichos restos, y tomando como parámetro del tamaño el largo de la serie m1-4, se puede afirmar que dentro del orden existe una gran diferencia de tamaño entre las especies. Entre las especies más grandes se encuentran *Carlothentes chubutensis* y *Palaeothentes aratae*, con individuos que triplican o cuadruplican en tamaño a los especímenes referidos a *Stilotherium parvum* sp. nov y *Phonocdromus gracilis*. Aún dentro de una misma familia existen importantes diferencias de tamaño; por ejemplo, entre los paleoténtidos, *P. aratae* duplica en tamaño a *P. minutus*, mientras que entre los abderítidos *Parabderites bicrispatus* es casi tres veces más grande que *Pitheculites minimus*.

Como se señaló más arriba, tanto el ACP multigrupo como el CPCA permiten una buena discriminación entre grupos que varían en tamaño y constituyen métodos que podrían ser potencialmente aplicados en este estudio. Sin embargo, las características de los datos disponibles no lo permiten. Entre las limitaciones encontradas se cuentan (1) especies representadas por escasos ejemplares, incluso algunas sólo por su holotipo y (2) especímenes demasiado fragmentarios.

Estas características hacen que pocas variables sean comparables entre todas las especies o que sólo un número limitado de especímenes por especie pueda ser incluido en el análisis. Esto, sumado a la mayor representación numérica de especímenes de algunas especies respecto de otras, tuvo como consecuencia que las especies estuvieran desigualmente representadas en cuanto a las variables medidas. Estas características de los datos no permitieron implementar comparaciones mediante ACP multigrupo o

CPCA, los cuales necesitan contar con una buena cantidad de especímenes por grupo para poder testear la homocedasticidad de varianzas (en el caso del ACP multigrupo) y la presencia de un patrón alométrico común. Se optó entonces por aplicar ACP convencionales en los que se pudo incluir a la mayoría de las especies de Paucituberculata. Entre los métodos estadísticos multivariados, el ACP constituye un método de ordenación, esto es, uno a partir del cual se puede describir el patrón de relaciones entre los elementos estudiados reduciendo el número de variables que los describen (James y McCulloch, 1990). El ACP se basa en una transformación (combinación lineal) de las variables interdependientes originales en un nuevo conjunto de variables (componentes principales) independientes entre sí. Este método busca maximizar la varianza de las combinaciones lineales de variables de modo que el primer componente explique la mayor proporción de variabilidad; de la variabilidad restante, que el segundo componente incluya la mayor cantidad de información, y así sucesivamente hasta que toda la variabilidad se distribuya diferencialmente entre los componentes (Crisci y Lopez Armengol, 1983).

El CP 1 obtenido a partir de un ACP convencional aplicado a un análisis multigrupo puede ser considerado un estimador de tamaño global (*i.e.*, que mezcla la variación en tamaño intra-grupo e inter-grupo) si su contribución a la varianza total es elevada y la correlación con las variables es alta y positiva. La información restante, contenida en los componentes siguientes, no puede ser considerada como variabilidad de forma libre del efecto del tamaño, pero dada la limitación de los datos puede ser considerada la mejor aproximación para la descripción morfológica de las especies, independientemente de su tamaño.

Las variables analizadas fueron principalmente aquellas de la dentición inferior. El hecho de haber centrado los análisis en la morfología de dichas piezas dentarias se debió a la intención de comparar la mayor cantidad posible de especies, muchas de las cuales son sólo conocidas por este tipo de restos. Más abajo se detalla el conjunto total de variables medidas y los criterios utilizados en su toma.

Previamente a los análisis multivariados, los datos fueron transformados a logaritmo en base 10. Todos los ACP fueron desarrollados a partir de matrices varianza-covarianza. En todos los casos se chequeó la correlación entre las variables incluidas en los ACP. Los análisis se llevaron a cabo utilizando el paquete estadístico MVSP versión 3.1 (Kovach, 1999).

### 3.3.1. Obtención de las medidas

Durante este estudio se realizaron mediciones de la casi totalidad de los especímenes y calcos mencionados en los hipodigmas de las distintas especies (Tablas 11 a 27). De acuerdo al grado de preservación, algunos especímenes no pudieron ser medidos; de otros, sólo se tomaron medidas aproximadas (señaladas con un asterisco (\*)) en las tablas de medidas).

Todas las medidas lineales fueron tomadas mediante el uso de un ocular micrométrico adosado a una lupa binocular WILD. Las áreas del M1 y del metacónulo del mismo molar (Tabla 9.f) fueron tomadas mediante una lupa Carl Zeiss implementando el módulo de medición Axiovision.



### 3.3.2. Variables

Las variables medidas (Tablas 11 a 27) fueron las siguientes:

*HMA*. Altura mandibular tomada en el límite m1-2, medida en la cara labial.

*HMP*. Altura mandibular tomada en el límite m2-3, medida en la cara labial.

*L. p3*. Largo total del p3.

*A. p3*. Ancho máximo del p3.

*Alt. p3*. Altura máxima de la corona del p3 medida en la cara labial.

*L. m1, L. m2, L. m3, L. m4*. Largo máximo de los m1, m2, m3 y m4.

*A. trig. m1, A. trig. m2, A. trig. m3*. Ancho máximo del trigónido de los m1, m2 y m3

*A. tal. m1, A. tal. m2, A. tal. m3*. Ancho máximo del trigónido de los m1, m2 y m3.

*L. trig. m1, L. trig. m2, L. trig. m3*. Largo máximo del trigónido de los m1, m2, y m3.

*L. tal. m1, L. tal. m2, L. tal. m3*. Largo máximo del talónido de los m1, m2, y m3.

*A. m4*. Ancho máximo del m4.

*L m1-4*. Largo de la serie m1-4.

*L. P2, L. P3, L. M1, L. M2, L. M3, L. M4*. Largo máximo de los P2, P3, M1, M2, M3 y M4

*A. P2, A. P3, A. M1, A. M2, A. M3, A. M4*. Ancho máximo de los P2, P3, M1, M2, M3 y M4

### 3.3.3. Obtención de Índices

Como se expresó más arriba (en este capítulo punto 3.3) muchas especies están representadas por materiales muy fragmentarios y/o dientes aislados; debido a esto numerosas especies no pudieron ser incorporadas en los análisis multivariados. Con el objetivo de poder comparar estas especies con otras más completas, se elaboraron índices tentativos a partir de la evidencia disponible. Estos índices se volcaron en seis tablas (Tabla 9.a. a Tabla 9.f.). En las columnas de estas tablas se ubican los valores promedio de los índices o los valores únicos, en el caso de que el índice haya sido calculado a partir de un único espécimen. La cantidad de especímenes medidos fue indicado en la columna “n”. Las columnas “min” y “max” se refieren a los valores mínimo y máximo, respectivamente, de cada índice. Las tres primeras columnas denominadas “promedio” indican el valor promedio de la variable medida en especímenes aislados. Por ejemplo, en la columna “Promedio A. m2”, *Pilchenia antiqua* tiene un valor promedio de 4.47 para el área del m2, el cual fue medido en dos (2) especímenes.

## 3.4. Nomenclatura taxonómica

### *Nomenclatura abierta*

Se conoce como nomenclatura abierta una forma de nomenclatura taxonómica no formal utilizada para referir especímenes cuya identificación taxonómica es incierta o provisoria (Matthews, 1973; Bengston, 1988). Este proceder es común en paleontología debido a la naturaleza fragmentaria de los ejemplares fósiles. Para tratar con tales ejemplares, el taxónomo puede recurrir a la nomenclatura abierta para expresar la incerteza que a su juicio existe en la determinación de los mismos. En este trabajo se ha recurrido a la práctica de nomenclatura abierta en algunas instancias; para ello se siguieron las recomendaciones aportadas por Matthews (1973) y Bengston (1988) en cuanto a su uso apropiado y sintaxis en cada caso particular.

El **cf.** (*confer*) fue utilizado en los casos en los que la identificación fue incierta debido a la pobre preservación del material o a su naturaleza fragmentaria. Ejemplo: *Stilotherium* cf. *dissimile* (capítulo VI, 1.2.1).

El **n. sp. aff.** (*nova species, affinis*) fue utilizado cuando se juzgó que el o los especímenes constituyen un nuevo taxón, no descrito, relacionado a un taxón ya nominado. La nominación del nuevo taxón puede necesitar de un mejor conocimiento de las especímenes involucrados y/o de las especies relacionadas. Ejemplo: Caenolestidae n. sp. aff. *Pliolestes tripotamicus* (capítulo VI, 1.3.1).

El **aff.** (*affinis*, sin estar precedido por el n. sp.) fue utilizado en los casos en los que el espécimen difiere claramente del holotipo pero aún persiste la posibilidad de que su morfología se ubique dentro del rango de variación de la especie. Ejemplo: *Stilotherium* aff. *parvum* (capítulo VI, 1.2.1.b).

El **sp.** siguiendo a un nombre genérico fue utilizado en los casos en los que el espécimen no pudo ser referido con certeza a ninguna de las especies conocidas para el género. Ejemplo: *Pichipilus* sp. (capítulo VI, 1.3.1.1).

La utilización de “?” después de un nombre genérico se usó para indicar una asignación incierta. Ejemplo: *Pichipilus?* *halleuxi* (capítulo VI, 1.3.1.1).

## CAPÍTULO III

### CONTEXTOS GEOLÓGICO Y BIOESTRATIGRAFICO

#### 1. INTRODUCCION

Entre los paleomastozoólogos norte y sudamericanos ha alcanzado considerable éxito, en el estudio de la cronología de las áreas continentales del Cretácico y el Cenozoico, el esquema biocronológico de Edades-mamífero (Pascual y Ortiz Jaureguizar 1990, 1991; Pascual *et al.*, 1996). Dicho esquema se basa en la calidad de las asociaciones de mamíferos en las distintas secuencias continentales, y se basó fundamentalmente en los trabajos de Carlos y Florentino Ameghino. De acuerdo al grado evolutivo de las asociaciones de mamíferos, F. Ameghino (1889, 1900-1902, 1906) propuso una secuencia de *étages* (pisos) agrupados en *formations* (unidades cronoestratigráficas jerárquicamente superiores) (Debe tenerse en cuenta que, para Ameghino, las “formaciones” representaban tiempo, no rocas). Posteriormente, Simpson (1940) realizó una síntesis del conocimiento de las unidades portadoras de mamíferos sudamericanas, ordenando las muchas veces confundidas unidades litológicas y temporales. Más adelante, Pascual *et al.* (1965) propusieron el primer esquema de Edades-mamífero, equivalente al de “Land-mamals Ages” reconocido en América del Norte (Savage, 1962). El esquema fue sucesivamente perfeccionado, entre otros, por Pascual y Ortiz Jaureguizar (1990, 1991; véase también Pascual *et al.*, 1996). Desde entonces, las modificaciones más importantes a este esquema, se vincularon a la adición de Edades-mamífero, fundamentadas en el conocimiento de nuevas faunas de mamíferos (*e.g.* Tinguiririquense, Flynn *et al.*, 2003). Debe tenerse en cuenta que el esquema biocronológico de Edades-mamífero ha sido fuertemente criticado (*e.g.*, Cione y Tonni, 1995) por su heterodoxia con respecto a las normativas estratigráficas en uso, como el Código Argentino de Estratigrafía (CAE, 1992). Para Cione y Tonni (1995) dicho esquema constituye una parataxonomía, y su uso debería abandonarse a favor de unidades bioestratigráficas formales. Al respecto, en los últimos años se han realizado investigaciones tendientes a establecer una escala bioestratigráfica formalizada para el Neógeno, con la definición de pisos/edades basados en biozonas de mamíferos terrestres (Cione y Tonni, 1995, 2001). Sin embargo, dicha escala aún no ha sido completada para el paleógeno sudamericano. Por este motivo, en este trabajo se ha adoptado el esquema de Edades-mamífero para el análisis cronológico de las asociaciones de Paucituberculata fósiles.

Para muchos de los yacimientos con mamíferos fósiles aún no se cuenta con dataciones absolutas (o estos datos son dispares) por lo que su correlación con la escala geocronológica estándar es imprecisa y su cronología relativa recae en la información provista por el grado de evolución de su fauna o su relación con secuencias datadas superpuestas (Flynn y Swisher, 1995). Sin embargo, en las últimas décadas se sumaron gran cantidad de medidas radiométricas y estudios paleomagnéticos que permitieron aumentar la

resolución temporal de la secuencia de Edades-mamífero (e.g. Flynn y Swisher, 1995; Kay *et al.*, 1999; Re *et al.*, 2005).

La calidad de la información disponible sobre la procedencia estratigráfica y cronológica de los Paucituberculata estudiados es despareja y variable; en algunos casos se pudo contar con datos precisos (e.g., aquellos de los materiales provenientes de la Gran Barranca del Lago Colhué Huapí); en otros, los mismos han sido muy inciertos (e.g., la procedencia de *Carlothentes chubutensis*, “*Couches a Pyrotherium*”). Una parte importante de las antiguas colecciones de paucituberculados, como la de muchos otros grupos de mamíferos en general (Tonni y Quiroga, 1987), no tiene una procedencia geográfica y estratigráfica precisa. Por lo tanto, en este capítulo se eligió, como marco temporal de discusión de la distribución cronológica de los Paucituberculata, el esquema de Edades-mamífero y se brindaron, en los casos en los que se dispuso, los datos radioisotópicos y el intervalo cronoestratigráfico correspondiente a las unidades de roca de cuyos niveles proceden los restos estudiados.

## 2. LOS PAUCITUBERCULATA EN EL ESQUEMA BIOCRONOLÓGICO SUDAMERICANO (Gráficos 15 y 16)

Algunas asociaciones de mamíferos sudamericanos fósiles no han sido incorporadas aún al esquema de Edades-mamífero sudamericanas, o bien todavía no existe acuerdo en cuanto a su incorporación. Dichas asociaciones fueron mencionadas, respectivamente, como “Faunas locales” (e.g., “Fauna local de Paso del Sapo”) o, directamente, como “Faunas” (e.g., “Faunas ‘Colloncurenses’”). A continuación se detallan las unidades biocronológicas respectivas, las localidades fosilíferas, los respectivos intervalos temporales para cada una de las épocas involucradas, y los taxones de Paucituberculata aquí estudiados.

### 2.1. Paleoceno

#### Edad-mamífero Itaboraiense (Paleoceno Tardío)

La asociación faunística tipo de esta Edad-mamífero procede de las fisuras de relleno de las limolitas lacustres en la Fm. Itaboraí, Brasil (Paula Couto, 1952a, 1952b). Aunque la propuesta de una Edad-mamífero Itaboraiense fue controvertida (e.g. Bonaparte *et al.*, 1993) estudios estratigráficos recientes y de la fauna de mamíferos de la Fm. Las Flores de Patagonia soportan su validez y uso como referencia biocronológica (Bond *et al.*, 1995). Para más detalles sobre el contexto geológico y paleontológico de las formaciones Itaboraí y Las Flores, así como su correlación temporal véase Oliveira y Goin (2005) y Goin *et al.* (MS-a-).

Localidades fosilíferas:

- **São José de Itaboraí** (Fm. Itaboraí, Niteroi, Rio de Janeiro, Brasil; Fig. 2): *Riolestes capricornicus*.

- **Gran Barranca** (Fm. Las Flores, Pcia. del Chubut, Argentina; Fig. 3): *Dracolestes lacustris*.

## 2.2. Eoceno

Fauna local de Paso del Sapo (Eoceno Temprano-Medio).

Esta fauna local constituye la base de una nueva Edad-mamífero propuesta muy recientemente, por lo que su fundamentación permanece aún inédita (Tejedor *et al.*, MS). La localidad tipo corresponde a La Barda, cercana al pueblo Paso del Sapo en el Noroeste de la Pcia. del Chubut (Argentina). En ella aflora la Fm. Andesitas Huancache. Datos geocronológicos y estratigráficos de los niveles portadores de esta fauna indican que su antigüedad se encuentra entre los 47.9 y 49.5 M.a. (*i.e.* entre el más tardío Eoceno Temprano y el más temprano Eoceno Medio).

Localidad fosilífera:

- **La Barda** (Fm. Andesitas Huancache, Pcia. del Chubut, Argentina; Fig. 3): *Dracolestes* sp.

### Edad-mamífero Casamayorensis (Eoceno Medio)

El Casamayorensis (Simpson, 1967b) corresponde al denominado por Ameghino “*étage Notostylopéen*” (Ameghino, 1899). La fauna tipo de esta Edad-mamífero podría corresponder a la procedente del Mbo. Gran Barranca de la Fm. Sarmiento (Simpson, 1967a; Cifelli, 1985) como a la de sedimentos ubicados en la zona Sur del Golfo San Jorge, entre Bahía Sanguinetti y Punta Casamayor (Soria, 2001). En Gran Barranca (Mbo. Gran Barranca, Fm. Sarmiento) afloran sedimentos referidos a la subedad “Barranquense” (Cifelli, 1985), la más moderna de las subedades reconocidas para esta Edad-mamífero. Determinaciones isotópicas y datos paleomagnéticos indicaron para ellos una edad aproximada de 36 M.a. (Kay *et al.*, 1999). Dataciones más recientes (Re *et al.*, 2005) acotaron al Mbo. Gran Barranca entre los 38.5 y 41.5 M.a. (Eoceno Medio).

Localidades fosilíferas:

- **Valle Hermoso** (Fm. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina; Fig. 3): *Quirogalestes almagaucha*. En Valle Hermoso afloran sedimentos casamayorenses (Marshall *et al.*, 1983) deseadenses y colhuehuapenses (Marshall *et al.*, 1986a). El Pichipilidae *Quirogalestes almagaucha* procede de los términos medios del Mbo. Casamayor (Fm. Sarmiento) aflorante en esta localidad y referidos a la Edad-mamífero Casamayorensis (Goin y Candela, 1998).
- **Localidad incierta (“Notostylopense”)**: *Pseudhalmariphus guaraniticus* (?Caenolestidae). Cuando Ameghino dio a conocer esta especie señaló como procedencia la Formación Guaranítica (Ameghino, 1899a) y luego la incluyó en un listado de taxones de la “*Faune du Notostylops*” (Ameghino, 1900). Posteriormente (Ameghino, 1902d), señaló su origen en el “*Pyrothérien*”. Patterson y Marshall (1978) indicaron como posible localidad de proveniencia a Cabeza Blanca.

### Edad-mamífero ?Mustersense (Eoceno Tardío)

No existe una estratigrafía precisa de los sedimentos portadores de la fauna local de Santa Rosa por lo que no fue posible, en base a esos datos, su ubicación cierta en un esquema cronológico (Campbell *et al.*, 2004). La información combinada de la asociación de roedores y marsupiales indicaría para este yacimiento paleógeno una antigüedad Eoceno Tardío (Campbell, 2004; pero véase Goin y Candela, 2004); la asociación de ungulados, algo imprecisa a este respecto, la ubicaría entre las Edades-mamífero Tinguiririquense y Deseadense (Shockey *et al.*, 2004).

Localidad fosilífera:

- **Santa Rosa** (?Formación Yahuarango, Santa Rosa, Perú; Fig. 2): *Perulestes cardichi*, *Perulestes? fraileyi* y *Sasawatsu mahaynaq*.

## **2.3. Oligoceno**

### Edad-mamífero Tinguiririquense (Oligoceno Temprano)

Las dataciones radiométricas indicaron para la Edad-mamífero Tinguiririquense un lapso comprendido entre los 31.5 y 32 Ma. (Flynn y Swisher, 1995; Flynn *et al.*, 2003). Estudios más recientes (Flynn and Wyss, 2004) sugieren para la fauna local de Tinguiririca una antigüedad de entre 31-32 Ma.

Localidades fosilíferas:

- **Tinguiririca** (Chile central). Esta es la localidad tipo para la Edad-mamífero Tinguiririquense (Flynn *et al.*, 2003).
- **Gran Barranca, nivel fosilífero “La Cancha”** (Fm. Sarmiento, Mbo. Vera, Pcia. del Chubut, Argentina): *Pilchenia antiqua*. “La Cancha” se encuentra ubicada en el sector este de la Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí. Dataciones en la denominada “Carlini tuff” fijan una edad máxima de los sedimentos portadores de la asociación de La Cancha en 34.4 Ma (Madden *et al.*, 2005). Esto condujo a Carlini *et al.* (2005a) a sugerir que la asociación de La Cancha representa los términos más tempranos de la Edad-mamífero Tinguiririquense.

### Fauna local de la Cantera (Oligoceno Temprano)

“La Cantera” se encuentra ubicada en el sector este de la Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí. Aunque no existen dataciones para los sedimentos portadores de la fauna de La Cantera, la asociación de mamíferos indicaría una antigüedad mayor que las de otras asociaciones referidas al Deseadense (Goin *et al.* MS-b-; Carlini *et al.*, 2005a; Vucetich *et al.*, 2005; López *et al.*, 2005). El Mbo. Puesto Almendra fue acotado entre los 23 Ma y los 38 Ma. (Re *et al.*, 2005).

Localidad fosilífera:

- **Gran Barranca, nivel fosilífero “La Cantera”:** (Fm. Sarmiento, Mbo. Puesto Almendra, Pcia. del Chubut, Argentina): “?Caenolestidae gen. et sp. indet.”, *Pilchenia intermedia*.

#### Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno Tardío)

La localidad tipo del Deseadense corresponde a La Flecha, ubicada en la Pcia. de Santa Cruz. Numerosos yacimientos paleontológicos han sido referidos a esta Edad-mamífero (véase Marshall *et al.*, 1983), entre ellos se cuentan las capas de Salla y Cabeza Blanca. La asociación de mamíferos deseadenses fué originalmente referida por Ameghino como “*Couches à Pyrotherium*” (Ameghino, 1895); así, la procedencia de muchos especímenes de las colecciones realizadas por Carlos Ameghino figuran como “Pirotheriense”.

#### Localidades fosilíferas:

- **Salla** (estratos de Tapial Pampa, Bolivia; Fig. 2): *Evolestes hadrommatos*, *Palaeothentes boliviensis*. Determinaciones radiométricas relativamente recientes (Kay *et al.*, 1998) indican una antigüedad de entre 25.5 y 29.4 Ma. para los niveles fosilíferos de esta localidad.
- **Cabeza Blanca:** (Fm. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina; Fig. 3): *Pilchenia lucina*, Decastinae indet. Más arriba se señaló para *Pseudhalmariphus guaraniticus* su posible procedencia del “Notostylopense”.
- **Localidad incierta (“Pirotheriense”):** *Parabderites minusculus*, *Carlothentes chubutensis*. Patterson y Marshall (1978) sostuvieron que la mayoría de los marsupiales colectados por Carlos Ameghino entre los años 1894-1896 provienen de Cabeza Blanca. Sin embargo, en las colecciones del MACN los especímenes tipo de *Parabderites minusculus*, *Carlothentes chubutensis* sólo tienen por procedencia el “Pirotheriense”.

## **2.4. Mioceno**

#### Edad-mamífero Colhuehuapense (Mioceno Temprano)

La fauna local que tipifica esta Edad-mamífero procede del Mbo. Colhué-Huapí aflorante en el sector oeste de la Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí. Es de estos niveles de donde proviene la mayor parte de los marsupiales conocidos para la Edad-mamífero Colhuehuapense (Goin *et al.*, 2007). Las estimaciones más recientes de la edad de estos sedimentos los ubican entre los 19 y los 20.1 Ma (Madden *et al.*, 2005).

#### Localidades fosilíferas:

- **Gran Barranca** (Mbo. Colhué-Huapí, Fm. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina): *Stilotherium parvum*, *Stilotherium* aff. *parvum*, *Caenolestoides miocenicus*, *Pichipilus riggsi*, *Phonocdromus?* sp. nov. A, *Phonocdromus?* sp. nov. B, *Palaepanorthus primus*, *Abderites crispus*, *Pitheculites minimus*, *Parabderites bicrispatus*.

- **Gaiman** (Mbo. Trelew, Fm. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina; Fig. 3): *Gaimanlestes aktites*, *Palaeothentes migueli*, *Palaeothentes marshalli*, *Trelewthentes rothi*. Esta localidad también ha sido mencionada en la literatura como Bryn Gwyn (Vucetich y Verzi, 1996) o La Cantera (Bown y Fleagle, 1993). La estratigrafía de la zona de Gaiman fue esclarecida por Simpson (1935) y estudiada posteriormente por Mendía y Bayarsky (1981) y Fleagle y Bown (1983). Para esta localidad no se tienen datos temporales absolutos.
- **Sacanana** (Fm. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina; Fig. 3): *Acdestis bonapartei*. La localidad de Sacanana se ubica en la zona norte y central de la Pcia. del Chubut (Oeste de la Pamapa de Gan Gan). Sobre las características sedimentarias de los niveles colhuehuapenses de Sacanana véase Rusconi (1933), Fleagle y Bown (1983) y Bown y Fleagle (1993).
- **El Pajarito** (Dto. Paso de Indios, Pcia. del Chubut, Argentina; Fig. 3): Los restos fósiles provenientes de esta localidad son escasos y fueron temporalmente referidos a la Edad-mamífero Colhuehuapense (Scillato Yané, 1977; Marshall *et al.*, 1983).

#### Faunas “Pinturenses” (Mioceno Temprano)

Las distintas faunas locales de la Fm. Pinturas (Bown *et al.*, 1998) son conocidas informalmente como “Pinturenses” y corresponden al “*étage Atrapothericuléen*” de Ameghino (1906). La Fm. Pinturas aflora en la zona norte y oeste de la Pcia. de Santa Cruz. Para ella se reconocieron tres secuencias deposicionales: inferior, media y superior (Bown *et al.*, 1998; Bown y Larriestra, 1990); las dos primeras serían portadores de la típica asociación pinturense mientras que la superior contendría una fauna correlacionable con los niveles inferiores de la Fm. Santa Cruz (*i.e.*, Satacrucense *s.s.*). Las últimas dataciones publicadas indican una antigüedad de 17.7 M.a. para los sedimentos de la sección inferior de la Fm. Pinturas en la localidad Ea. El Carmen y de 16.5 M.a. para el tope de la secuencia media en la localidad Portezuelo sumich Norte (Fleagle *et al.*, 1995).

#### Localidades fosilíferas en el Valle del Río Pinturas (véase figura 3):

- **Cerro de los Monos** (Fm. Pinturas, Valle del Río Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Pichipilus* sp., *Palaeothentes minutus*, *Titanothentes pinturinus*, *Abderites meridionalis*.
- **Ea. Los Toldos** (Fm. Pinturas, cerca del casco, Valle del Río Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes intermedius*, *Abderites meridionalis*.
- **Ea. Ana María** (Fm. Pinturas, Loma de las Ranas, Valle del Río Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes intermedius*, *Titanothentes pinturinus*, *Abderites meridionalis*.
- **Loma de la Lluvia** (Fm. Pinturas, Valle del Río Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes minutus*, *Titanothentes pinturinus*, *Abderites meridionalis*.
- **Ea. El Carmen** (Fm. Pinturas, Valle del Río Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes intermedius*, *Abderites meridionalis*.



- **Cueva de las manos** (Fm. Pinturas, Valle del Río Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes intermedius*.
- **Río Chalia** (Fm. Pinturas, Ea. Mank Aike Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes lemoinei*.
- **Cauce Seca** (Fm. Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Titanothentes pinturinus*.
- **Portezuelo Sumich Norte** (Fm. Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Titanothentes pinturinus*, *Abderites meridionalis*, *Palaeothentes* sp.
- **Portezuelo Sumich Sur** (Fm. Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes minutus*, *Titanothentes pinturinus*, *Abderites meridionalis*.

Localidad fosilífera no ubicada en el Valle del Río Pinturas

- **Gran Barranca** (Fm. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina): *Titanothentes pinturinus*, *Abderites meridionalis*, *Palaeothentes* cf. *minutus*. Los niveles “pinturenses”, ubicados en la porción más superior de la Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí, han sido reconocidos recientemente (Vucetich *et al.*, 2005; Carlini *et al.*, 2005b). Las evidencias radiométricas indican para éstos una antigüedad de entre 18.28 y 18.78 Ma (Madden *et al.*, 2005).

Localidades con sedimentos tentativamente referidos a la Fm. Pinturas, portadores de fauna afín a la santacrucense:

- **Gobernador Gregores** (Fm. ?Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes intermedius*, *Palaeothentes lemoinei*, *Acdestis owenii*.
- **Lago Cardiel** (Fm. ?Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes intermedius*, *Acdestis owenii*, *Abderites meridionalis*.
- **Ea. La Bajada** (Fm. ?Pinturas, Este del Lago Cardiel, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Abderites meridionalis*.
- **Ea. La Cañada**. (Fm. ?Pinturas, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Titanothentes simpsoni*, *Palaeothentes intermedius*.

Gobernador Gregores, Lago Cardiel y Ea. La Cañada se encuentran ubicadas al sur del Valle del Río Pinturas (figura 3); sus afloramientos fosilíferos fueron propuestos tentativamente como pertenecientes a la Fm. Pinturas (Bown y Fleagle, 1993). Sin embargo, la asociación de roedores indicaría su correlación, no con el “Pinturense” sino con la fauna de la Edad-mamífero Santacrucense. Según Kramarz y Bellosi (2004), la sección superior de la Fm. Pinturas es, de acuerdo a su asociación de roedores, correlacionable con los niveles inferiores de la Fm. Santa Cruz. A estos niveles superiores de la Fm. Pinturas refirieron tanto los horizontes fosilíferos de la localidad Los Toldos Sur (Valle del Río Pinturas) como aquellos de Gobernador Gregores, Lago Cardiel y Ea. La Cañada. Asimismo, propusieron que los niveles superiores

de la Fm. Pinturas (y por lo tanto los de las mencionadas localidades) son correlacionables con los horizontes portadores de fauna “Notohippidiense” aflorante en la zona de Karaiken (véase más abajo).

#### Fauna “Notohippidiense” (Mioceno ?Temprano-Medio)

El “*étage Notohippidien*” fue propuesto por Ameghino (1900-1902) para ubicar temporalmente los fósiles provenientes de la zona suroeste de Santa Cruz, conocida como Karaiken (sobre el nombre de esta localidad véase Marshall y Pascual, 1977). Según este autor (Ameghino, 1900-1902) los niveles notohipidenses son más antiguos que los santacrusenses. La misma relación temporal, aunque restringida al “Notohippidiense” y los niveles inferiores del Santacrusense *s.s.*, fue propuesta por Kramarz y Bellosi (2004). Datos K-Ar para la formación Santa Cruz en Karaiken arrojaron una antigüedad de 16.7 Ma. (Marshall *et al.*, 1986b).

#### Localidades fosilíferas:

- **Karaiken.** (“Notohippidiense”, Pcia. De Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes lemoinei*.
- **?Karaiken.** (“Notohippidiense”, Pcia. De Santa Cruz, Argentina): *Pichipilus osborni*, *Tideus trisulcatus* (Abderitidae indet.).
- **Cerro Centinela.** (“Notohippidiense”, Pcia. De Santa Cruz, Argentina): *Pichipilus centinelus*, *Titanothentes simpsoni*, *Abderites meridionalis*.
- **Ea. Josefina.** (“Notohippidiense”, Pcia. De Santa Cruz, Argentina): *Titanothentes simpsoni*.

#### Edad-mamífero Santacrusense *s.s.* (Mioceno Medio)

La fauna de Edad-mamífero Santacrusense está ampliamente representada en Argentina y se reconoce por lo menos una localidad referida a esta Edad-mamífero ubicada en Chile. La localidad tipo corresponde a Monte León, ubicada en la zona más oriental de los afloramientos de la Fm. Santa Cruz.

#### Localidades fosilíferas (Fig. 3):

- **Monte León** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeothentes aratae*, *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes intermedius*, *Palaeothentes lemoinei*, *Acdestis owenii*, *Acdestis spegazzinii*.
- **Monte Observación** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Stilotherium dissimile*, *Stilotherium* sp. *Gaimanlestes?* *nanus*, *Palaeothentes aratae*, *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes pascuali*, *Palaeothentes intermedius*, *Palaeothentes lemoinei*, *Acdestis owenii*, *Acdestis spegazzinii*.
- **La Cueva** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Stilotherium dissimile*, *Phonocdromus gracilis*, *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes intermedius*, *Palaeothentes lemoinei*.
- **San Jorge** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Stilotherium dissimile*.

- **Sehuen** (Río Shehuen = Río Chalia; Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Stilotherium dissimile*, *Palaeotheres aratae*, *Palaeotheres intermedius*, *Palaeotheres lemoinei*.
- **Río Gallegos** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Phonocdromus gracilis*, *Palaeotheres aratae*, *Palaeotheres minutus*.
- **Santa Cruz** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeotheres aratae*, *Palaeotheres minutus*, *Palaeotheres intermedius*, *Palaeotheres lemoinei*, *Abderites meridionalis*.
- **Qillik Aike** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeotheres minutus*.
- **Río Chalia** (Fm. Santa Cruz, Ea. Viven Aike, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeotheres minutus*, *Palaeotheres intermedius*, *Acdestis owenii*, *Acdestis spegazzinii*.
- **Yegua Quemada** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeotheres intermedius*, *Palaeotheres lemoinei*.
- **Corriguen- Aike** (Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina): *Palaeotheres lemoinei*.
- **Pampa Castillo** (Fm. ?Zeballos, Chile; Fig. 2): *Palaeotheres pascuali*, *Palaeotheres intermedius*, *Palaeotheres minutus* y *Palaeotheres? smeti* (Caenolestidae?). Los sedimentos miocénicos continentales aflorantes en Pampa Castillo han sido mencionados tanto como Fm. Galera o Fm. Zeballos y fueron correlacionados tanto con la Fm. Río Frías como con la Fm. Santa Cruz (Ramos, 1976, 1989). Según Flynn *et al.* (2002), esta formación difiere de las formaciones Río Frías y Santa Cruz, conformando una unidad litológica en sí misma. Sobre la afinidad de la fauna local de Pampa Castillo sugirieron su correlación con la Edad-mamífero Santacrucense. La presencia de tres especies de *Palaeotheres* no fue corroborada por este estudio (véase capítulo VI, 1.3.5.2.2.b).

Según Fleagle *et al.* (1995) las dataciones provistas para la Fm. Santa Cruz de las localidades Monte León y Monte Observación son todas menores a los 16.5 Ma.; los datos radioisotópicos y los estudios magnetoestratigráficos aportados por Flynn y Swisher (1995), en cambio, indicaron una edad de 17.5 M.a. para Monte León.

#### Edad-mamífero Friasense (Mioceno Medio)

Alto Río Cisnes constituye la localidad tipo de esta Edad-mamífero. La Edad-mamífero Friasense corresponde al “*étage Friaséen*” de Ameghino (1906). Las dataciones aportadas por Marshall (1990) acotaron los sedimentos portadores de la fauna friasense de Alto Río Cisnes entre los 15 y 18 Ma. Flynn *et al.* (2002) brindaron nuevas dataciones que fijan para ésta una edad de 16.5 Ma. Originalmente, la fauna friasense fue considerada más moderna que la Santacrucense y más antigua que la Colloncurensis (Kraglievich, 1930). Posteriormente, y en base a la asociación de marsupiales, Marshall (1990) consideró a la fauna local de Alto Río Cisnes correlacionable con la Edad-mamífero Santacrucense.

Localidad fosilífera:

- **Alto Río Cisnes** (Fm. Río Frías, Chile; Fig. 2): *Pichipilus? halleuxi*, *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes intermedius*, *Palaeothentes lemoinei*, *Abderites araucanianus*, *Pitheculites rothi*.

Faunas “Colloncurenses” (Mioceno Medio)

Las faunas “Colloncurenses” provienen de niveles referibles a la Fm. Collón Curá, la que aflora en la zona de la alta cuenca del Río Limay, entre las Pcias. de Neuquén y Río Negro (Mazzoni, 1993). Las dataciones aportadas por Flynn y Swisher (1995) para el “Colloncurenses” indicaron una antigüedad de 16.5 Ma.; las publicadas por otros autores arrojaron valores menores: entre 15.4 y 14 Ma (Marshall *et al.*, 1977), 15 Ma. (Bondesio *et al.*, 1980) y 15.7 (Madden *et al.*, 1997).

Localidad fosilífera:

- **Cañadón del Tordillo** (Fm. Collón Curá, Pcia. de Neuquén, Argentina; Fig. 3): *Caenolestidae* indet., *Stilotherium cf. dissimile*, *Acdestis owenii*, *Abderites meridionalis*, *Pitheculites* sp.

Edad-mamífero Laventense (Mioceno Medio)

La Edad-mamífero Laventense está basada en la fauna local de La Venta en Colombia (Madden *et al.*, 1997). En la secuencia de Edades-mamífero se ubica entre el Santacrucesense y Chasiquense. La edad de La Venta abarca un intervalo de tiempo entre los 13.5 y 11.8 Ma. (Madden *et al.*, 1997).

Localidades fosilíferas:

- **La Venta** (Fm. Villavieja, Colombia; Fig. 2): *Hondathentes cazador* (Palaeothentidae indet.), *Pitheculites chenche*.
- **Rosario** (Bolivia; Fig. 2): *Acdestis maddeni*. La localidad de Rosario se encuentra ubicada a 6 km al norte de Quebrada Honda. Los datos K-Ar y magnetoestratigráficos disponibles indican para la fauna de Quebrada Honda un rango temporal entre 11.9 M.a. y 15.4 M.a. (MacFadden *et al.*, 1990). La asociación de vertebrados provenientes de estos sedimentos es geocronológicamente equivalente al Laventense y podría corresponder a esta misma Edad-mamífero (Madden *et al.*, 1997).

Edad-mamífero Chasiquense (Mioceno Tardío)

La fauna chasiquense proviene de los sedimentos de la Fm. Arroyo Chasicó aflorantes en el sur-oeste de la Pcia. de Buenos Aires (Fidalgo *et al.*, 1978). En la Fm. Arroyo Chasicó se distinguieron dos miembros: Mbo. Vivero, inferior y Mbo. Las Barrancas, superior. Las biozonas reconocidas para cada una fueron denominadas Viverense (Chasiquense Inferior) y Barranquense (Chasiquense Superior), respectivamente (Tonni *et al.*, 1998). Hasta el momento no se disponen de dataciones absolutas de los sedimentos portadores de esta fauna.

Localidades fosilíferas:

- **Arroyo Chasicó** (Fm. Arroyo Chasicó, Mbo. Vivero, Argentina; Fig. 3): *Caenolestidae* n. sp. aff. *Pliolestes tripotamicus*.

#### Edad-mamífero Huayqueriense (Mioceno Tardío)

El Huayqueriense, como piso y edad, fue propuesto por Simpson (1940). El nombre deriva del sitio de las Huayquerías en la Pcia. de Mendoza. Sedimentos portadores de fauna referible a esta Edad-mamífero provienen de varias regiones del centro y oeste de la Argentina (Marshall *et al.*, 1983). La Fm. Cerro Azul aflora en la Pcia. de La Pampa; sobre las características sedimentológicas de la Fm. Cerro Azul y sus relaciones estratigráficas con la “Fm. Epecuén” y Fm. Arroyo Chasicó véase Goin *et al.* (2000).

Localidades fosilíferas:

- **Bajo Giuliani y Laguna Chihué** (Fm. Cerro Azul, Pcia. de La Pampa, Argentina; Fig. 3): *Pliolestes venetus*.

### **2.5. Plioceno**

#### Edad-mamífero ?Chapadmalalense (Plioceno Temprano)

Los sedimentos del “Irenense” de Kraglievich (1934) o de la unidad informal “Formación” Irene de Reig (1955) afloran en el área del Río Quequén Salado en el sureste de la Pcia. de Bs. As. Goin *et al.* (1994) correlacionaron tentativamente estos niveles con el “Miembro de las Limolitas claras” de la Fm. Monte Hermoso (biozona de *Neocavia depressidens*, base bioestratigráfica del Chapadmalalense inferior, Cione y Tonni, 1995a).

Localidades fosilíferas:

- **Paso del Médano y Paso de la Tufa** (“Formación” Irene, Pcia. de Buenos Aires, Argentina; Fig. 3): *Pliolestes tripotamicus* y *Pliolestes* cf. *Tripotamicus*.

### **3. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES**

#### *Edad-mamífero Colhuehuapense*

Existen importantes diferencias en la composición entre las asociaciones de Paucituberculata de Gaiman y Gran Barranca. Para el Colhuehuapense, después de Gran Barranca, Gaiman es la localidad que mayor cantidad de paucituberculados fósiles ha aportado. Sin embargo, en Gaiman, a diferencia de Gran Barranca, no se registraron dos familias enteras de este orden: Pichipilidae y Abderitidae. En Gran

Barranca ambas familias son diversas y se encuentran bien representadas. Entre los Pichipilidae se reconocieron tres especies referidas a *Pichipilus* y *Phonocdromus*?, entre los Abderitidae se registró una especie de cada uno de los tres géneros reconocidos para esta familia: *Parabderites*, *Abderites* y *Pitheculites*. Por el contrario, en Gaiman se ha recuperado un miembro de los Decastinae, *Trelewthentes rothi*, subfamilia de Palaeothentidae que es desconocida para el Colhuehuapense de Gran Barranca. Los decastinos contemporáneos ocurren más al norte en la localidad de Sacanana (*Acdestis bonapartei*). Sólo los Caenolestidae y Palaeothentinae son compartidos en ambas localidades, si bien no hay ninguna especie en común. Los cenolestidos de Gran Barranca son *Caenolestoides miocenicus* y *Stilotherium parvum*, y el presente en Gaiman es *Gaimanlestes aktites*. Entre los Palaeothentinae se verificó la presencia de *Palaepanorthus primus* en Gran Barranca y *Palaeothentes marshalli* y *Palaeothentes migueli* en Gaiman, por lo tanto, los Palaeothentinae están representados por géneros distintos en ambas localidades.

Estas diferencias en las asociaciones de paucituberculados podrían ser el producto de diferencias temporales y/o geográficas; dado que se ha propuesto que ambas localidades son temporalmente próximas, es altamente probable que las causas de esta composición taxonómica dispar se encuentren en diferencias ambientales. Otros grupos de marsupiales que también demuestran la particular composición de mamíferos de Gaiman son los Argyrolagidae y Patagoniidae (Pascual y Carlini, 1987; Goin y Abello en preparación).

#### ***Edad-mamífero Santacrucense s.l.* (Santacrucense s.s., “Pinturense” y “Notohippidiense”).**

La asociación de Paucituberculata del Santacrucense s.s. y del “Pinturense” difiere más de lo evaluado con anterioridad (Bown y Fleagle, 1993). Hasta este trabajo la composición taxonómica entre las localidades del Santacrucense s.s. y las “pinturenses” incluía a las mismas especies: *Acdestis owenii*, *Acdestis lemairei* (= *Acdestis spegazzinii*), *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes lemoinei*, *Palaeothentes intermedius* y *Abderites meridionalis* (Bown y Fleagle, 1993). Las diferencias más notables entre ambas asociaciones se vinculaban al mayor tamaño de los especímenes pinturenses de *A. owenii* y *P. minutus* (Bown y Fleagle, 1993) y el menor tamaño de los referidos a *A. meridionalis* (Dumont *et al.*, 2000). En este trabajo, si bien se reconocieron ciertas diferencias morfométricas en las especies de *A. meridionalis* y *P. minutus*, se encontró que ambas faunas difieren también en su composición taxonómica. Por un lado, los especímenes pinturenses referidos a *A. owenii* por Bown y Fleagle (1993) representan una nueva especie: *T. pinturinus*; por el otro, en esta revisión no se encontró ningún ejemplar referible a *A. spegazzinii* (= *A. lemairei*) proveniente de alguna localidad pinturense (como fue sostenido por Bown y Fleagle, 1993); por lo tanto los decastinos, a diferencia de los paleotentininos, muestran discrepancias entre ambas faunas: en las localidades tradicionalmente referidas al Santacrucense s.s. se registran *Acdestis owenii* y *Acdestis spegazzinii* y en el “Pinturense” se registra a *Titanothentes pinturinus*.

Los sedimentos miocénicos aflorantes en las localidades de Gobernador Gregores, Lago Cardiel y Ea. La Cañada fueron referidos tentativamente por Bown y Fleagle (1993) a la Fm. Pinturas. Por su parte,

Kramarz y Bellosi (2003) señalaron que los roedores provenientes de estas localidades demuestran que los sedimentos portadores serían más modernos que aquellos de los términos inferior y medio de la Fm. Pinturas y propusieron su correlación con los niveles inferiores del Santacrusense *s.s.* Según estos autores, una evidencia adicional sería el pequeño tamaño del ejemplar referido por Bown y Fleagle (1993) a *A. oweni* proveniente de Ea. La Cañada, dado que, según lo interpretado por Bown y Fleagle (1993), los especímenes de menor tamaño de *A. oweni* corresponden a los más modernos. Sin embargo, el espécimen en cuestión (MACN-SC 3162), como fue determinado en este trabajo, no corresponde a *A. owenii* sino a *Palaeothentes intermedius* (una especie también registrada en distintos niveles pinturenses). Otra evidencia, sin embargo, sugiere la mayor afinidad de la fauna de Ea. La Cañada con la del “Notohippidiense”. Como resultado de este trabajo se comprobó que, además de *P. intermedius*, los Paucituberculata registrados en Ea. La Cañada incluyen sólo a *Titanothentes simpsoni*<sup>1</sup>, cuya distribución abarca también los sedimentos referidos al “Notohippidiense” de las localidades de Cerro Centinela y Karaiken. De esta manera, la presencia de este último taxón en la Ea. La Cañada y en las localidades notohipidenses corrobora las conclusiones de Kramarz y Bellosi (2003) acerca de la similitud en la composición entre estas asociaciones (véase más arriba). Por otro lado, el registro efectivo de *Acestis owenii* en las localidades Gobernador Gregores y Lago Cardiel, permite correlacionar los niveles portadores con aquellos del Santacrusense *s.s.*; en este sentido, la distribución estratigráfica de *A. owenii* corrobora la hipótesis previa de Kramarz y Bellosi (2003) sobre la correlación entre los niveles inferiores del Santacrusense *s.s.* y las localidades Gobernador Gregores y Lago Cardiel.

Las localidades “Notohippidienses” fueron poco estudiadas en comparación con las de otras áreas con afloramientos del Mioceno Temprano a Medio (*i.e.*, del Santacrusense *s.l.*). A pesar de los escasos restos fósiles provenientes de la zona suroeste de Santa Cruz, donde se localizan los horizontes tradicionalmente referidos al “Notohippidiense”, se puede afirmar que la asociación de paucituberculados es notablemente distinta de la del Santacrusense *s.s.* y, en menor medida, del “Pintureense”. El “Notohippidiense” comparte con el “Pintureense” los géneros *Pichipilus*, *Titanothentes* y *Abderites*: *Pichipilus centinelus*, *Pichipilus osborni*, *Titanothentes simpsoni* y *Abderites meridionalis* en el “Notohippidiense”, *Pichipilus* sp., *Titanothentes pinturinus* y *Abderites meridionalis* en el “Pintureense”. Por el contrario, en el Santacrusense *s.s.*, el único pichipílido presente es *Phonocdromus gracilis* y, entre los decaístinos, se registra un género distinto con dos especies: *Acestis owenii* y *Acestis spagazzinii*. Los Caenolestidae no han sido registrados en el “Pintureense” y “Notohippidiense”; en el Santacrusense *s.s.*, en cambio, esta familia está representada por dos especies: *Stilotherium dissimile* y *Gaimanlestes? nanus*. Entre los Abderitidae, *Abderites meridionalis* también es registrado en sedimentos del Santacrusense *s.s.*;

<sup>1</sup> La referencia de Kramarz y Bellosi (2003) de la presencia de *P. aratae* en Ea. La Cañada es errónea ya que se trata de los especímenes MACN-SC 1613 y MACN-SC 3156 que fueron referidos por Rae *et al.* (1996) a *T. simpsoni*, una asignación corroborada en este trabajo.

en el “Notohippidense” además de esta especie se registra un espécimen referible a esta familia constituye un Abderitidae indeterminado (*Tideus trisulcatus*, véase capítulo VI, 1.3.6.).

Todas las evidencias geocronológicas y bioestratigráficas indican la mayor antigüedad del “Pinturense” respecto del Santacrusense *s.s.* (Madden *et al.*, 2005; Kramarz y Bellosi, 2003; Kramarz y Bond, 2005). Las distribuciones estratigráficas de dos paucituberculados también concuerdan con la mayor antigüedad de los sedimentos de las secuencias inferior y media de la Fm. Pinturas respecto del Santacrusense *s.s.*: (1) *Pichipilus* se registra en la localidad “piturense” de Cerro de los Monos y en el Colhuehupanense de Gran Barranca (2) *T. pinturinus* ocurre en los niveles superiores de Gran Barranca (datados en 18.28 y 18.78 Ma; Madden *et al.*, 2005) y en distintas localidades “piturense” (excepto Los Toldos Sur). Adicionalmente, *T. pinturinus* es más primitivo que los decaístinos del Santacrusense *s.s.* (*A. spegazzinii* y *A. owenii*); el carácter más primitivo de ciertas especies “piturense” respecto de las del Santacrusense *s.s.* ocurre coincidentemente entre los roedores Hystricognathi y ungulados Litopterna (Kramarz y Bellosi, 2003; Kramarz y Bond, 2005).

Si se asume la propuesta de Kramarz y Bellosi (2003) acerca de la correlación entre los niveles fosilíferos de la Ea. La Cañada, el “Notohippidense” y los niveles inferiores del Santacrusense *s.s.*, entonces el registro restringido de *Titanothentes simpsoni* a la zona oeste de la Pcia. de Santa Cruz podría responder a cuestiones biogeográficas. De lo contrario, la presencia de *Titanothentes*, y también *Pichipilus*, en el “Notohippidense” y “Pinturense” podría sugerir una mayor antigüedad de la fauna local de la zona de Karaiken (*étage Notohippidien*) tal como fue propuesto originalmente por Ameghino (1900-1902).

#### **Edad-mamífero Friasense y faunas “Colloncurenses”**

Los marsupiales del Friasense fueron dados a conocer por Marshall (1990). Según este autor, en base a la asociación de marsupiales la fauna local de Río Cisnes podría correlacionarse con el Santacrusense *s.s.* Marshall (1990) sugirió, además, que el “Colloncurense” podría constituir la base de una nueva Edad-mamífero temporalmente intermedia entre las Edades-mamífero Santacrusense y Chasiquense. Sin embargo, las relaciones temporales entre estas asociaciones, al menos en base al conocimiento actual de los Paucituberculata, no son claras.

Entre el Friasense y el “Colloncurense” de la localidad Cañadón del Tordillo se pueden establecer ciertas comparaciones, así como entre éstas y las del Santacrusense *s.s.* El Friasense comparte con el Santacrusense *s.s.* tres especies de paleotentinids, *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes intermedius*, *Palaeothentes lemoinei*, la presencia de un Pichipilidae (*Phonocdromus gracilis* en el Santacrusense *s.s.* y *Pichipilus? halleuxi* en Río Cisnes) y el género *Abderites* con dos especies distintas: *A. meridionalis* y *A. araucanianus*, respectivamente. Con el “Colloncurense”, en cambio, comparte los géneros *Pitheculites* y *Abderites*: *P. rothi* y *A. araucanianus* en Río Cisnes y *Pitheculites* sp. y *A. meridionalis* en Cañadón del Tordillo. El “Colloncurense” comparte taxones tanto con el Friasense como con el Santacrusense *s.s.* Con el Santacrusense *s.s.*, es notable la presencia común de dos especies y un género: *Acdestis owenii*,



*Abderites meridionalis* y *Stilotherium*; la primera es desconocida para el Friasense, en donde además no se registra ningún decastino. Por su parte, *Stilotherium* está representado en el Santacrucense por *Stilotherium dissimile* y en Cañadón del Tordillo se registró un espécimen referido como *Stilotherium* cf. *dissimile*; adicionalmente, se identificó un segundo cenoléstido que permanece indeterminado. Cabe aclarar que los Cenoléstidos son desconocidos para el Friasense. Aunque parece existir mayor similitud entre el Santacrucense s.s. y el Friasense, las relaciones entre las tres asociaciones son complejas del mismo modo que lo muestran, por ejemplo, la composición de roedores (Vucetich *et al.*, 1993). Las diferencias entre estas faunas, como lo señalaron Vucetich *et al.* (1993), podría responder a una diferenciación geográfica.

Más recientemente se publicó una nueva asociación de mamíferos para el Mioceno de Chile, la cual fue referida al Santacrucense (Pampa el Castillo, Flynn *et al.*, 2002). No obstante, los paucituberculados provenientes de esta localidad no pudieron ser estudiados en el transcurso de este trabajo, por lo que no se pudo corroborar las asignaciones taxonómicas de los nuevos especímenes.

## CAPÍTULO IV

### ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

#### 1. ANÁLISIS MULTIVARIADO

En estudios previos sobre la sistemática y taxonomía de los Paucituberculata se analizaron diversos caracteres continuos que fueron incluidos en las diagnósis a distintos niveles taxonómicos. Entre esos caracteres se cuentan: (1) el gradiente de tamaños desde el m1 al m4, en términos de dimensiones lineales o de áreas de los molares; (2) el tamaño del p3 en relación al tamaño del m1; (3) el tamaño total, expresado como el largo de la serie dentaria o como el logaritmo del área del m2; (4) la forma de la mandíbula, expresada como una relación largo/alto y (5) la diferencia en ancho trigónido-talónido de los m2-3 (Marshall 1980; Bown y Fleagle, 1993; Ortiz Jaureguizar, 1997; Dumont *et al.*, 2000). La mayoría de estos caracteres fueron estudiados mediante análisis bivariados y, en algunos casos, expresados como índices.

En este trabajo de revisión se optó por explorar las diferencias morfométricas en un contexto multivariado. El objetivo general fue el de describir la variación de la dentición entre las distintas especies de Paucituberculata e incluir los resultados obtenidos en las comparaciones entre las especies. En particular, se buscó contrastar los resultados del estudio realizado por Dumont *et al.* (2000) acerca de la variación morfométrica en *Abderites*.

Como se discute más adelante (Capítulo VI; 1.3.6.1.) en esta revisión se pudo contar con nuevos ejemplares que fueron referidos aquí a *Abderites crispus* y *Abderites meridionalis*. Entre los nuevos materiales asignados a *Abderites meridionalis* se incluyó un conjunto de especímenes provenientes de la Fm. Pinturas que en este capítulo es mencionado como “morfo pinturense”. De las viejas colecciones, una serie de especímenes referidos previamente a *A. meridionalis* fueron reconocidos como una nueva especie: *A. araucanianus* sp. nov.

Para cumplir con tales objetivos, se llevaron a cabo seis análisis de componentes principales (ACP). A continuación se detallan las especies y/o especímenes estudiados y sus abreviaturas. Para cada ACP se señalan las variables, especies y/o especímenes considerados y, entre paréntesis, el número de ejemplares analizados.

*Didelphis albiventris*: *D. albiventris*

*Derorhynchus singularis*: *D. singularis*

*Pucadelphys andinus*: *P. andinus*

*Rhyncholestes raphanurus*: *R. raphanurus*

*Caenolestes fuliginosus*: *C. fuliginosus*

*Lestoros inca*: *L. inca*

*Stilotherium dissimile*: *S. dissimile*

*Stilotherium parvum*: *S. parvum*

*Pliolestes tripotamicus*: *P. tripotamicus*

*Pliolestes venetus*: *P. venetus*

*Pliolestes* cf. *tripotamicus*: cf. *tripotamicus*

*Caenolestoides miocenicus*: *C. miocenicus*

*Gaimanlestes aktites*: *G. aktites*

*Pichipilus osborni*: *P. osborni*

<i>Pichipilus riggsi</i> : <i>P. riggsi</i>	<i>Pilchenia lucina</i> : <i>P. lucina</i>
<i>Pichipilus centinelus</i> : <i>P. centinelus</i>	<i>Pilchenia antiqua</i> : <i>P. antiqua</i>
<i>Pichipilus?</i> <i>halleuxi</i> : <i>P?</i> <i>halleuxi</i>	<i>Acdestis spegazzinii</i> : <i>A. spegazzinii</i>
<i>Quirogalestes almagaucha</i> : <i>Q. almagaucha</i>	<i>Acdestis owenii</i> : <i>A. owenii</i>
<i>Phonocdromus gracilis</i> : <i>Ph. gracilis</i>	<i>Acdestis bonapartei</i> : <i>A. bonapartei</i>
<i>Phonocdromus?</i> sp. nov. A.: <i>Ph.?</i> A	<i>Acdestis maddenii</i> : <i>A. maddenii</i>
<i>Phonocdromus?</i> sp. nov. B.: <i>Ph.?</i> B	<i>Titanothentes simpsoni</i> : <i>T. simpsoni</i>
<i>Palaeothentes minutus</i> : <i>P. minutus</i>	<i>Titanothentes pinturinus</i> : <i>T. pinturinus</i>
<i>Palaeothentes aratae</i> : <i>P. aratae</i>	<i>Trelewthentes rothi</i> : <i>T. rothi</i>
<i>Palaeothentes pascuali</i> : <i>P. pascuali</i>	<i>Abderites crispus</i> : <i>A. crispus</i>
<i>Palaeothentes intermedius</i> : <i>P. intermedius</i>	<i>Abderites meridionalis</i> : <i>A. meridionalis</i>
<i>Palaeothentes lemoinei</i> : <i>P. lemoinei</i>	<i>Abderites araucanianus</i> : <i>A. araucanianus</i>
<i>Palaeothentes marshalli</i> : <i>P. marshalli</i>	<i>Parabderites bicrispatus</i> : <i>P. bicrispatus</i>
<i>Palaeothentes migueli</i> : <i>P. migueli</i>	<i>Parabderites minusculus</i> : <i>P. minusculus</i>
<i>Palaepanorthus primus</i> : <i>P. primus</i>	<i>Pitheculites minimus</i> : <i>P. minimus</i>
<i>Carlothentes chubutensis</i> : <i>C. chubutensis</i>	<i>Pitheculites rothi</i> : <i>P. rothi</i>
<i>Pilchenia boliviensis</i> : <i>P. boliviensis</i>	<i>Pitheculites chenche</i> : <i>P. chenche</i>

## ACP 1

**Variables.** Area del m2 (am2), área del m3 (am3) y área del m4 (am4).

Las áreas de los molares fueron estimadas a partir del producto del largo máximo y ancho máximo de cada molar.

**Especies incluidas.** *D. albiventris* (1), *D. singularis* (2), *P. andinus* (1), *S. dissimile* (6), *S. parvum* (1), *R. raphanurus* (1), *L. inca* (1), *C. miocenicus* (1), cf. *tripotamicus* (1), *P. riggsi* (5), *P. centinelus* (1), *P. gracilis* (1), *Ph. A* (1), *P. minutus* (33), *P. intermedius* (9), *P. aratae* (1), *P. lemoinei* (5), *P. marshalli* (1), *P. migueli* (1), *P. primus* (3), *P. boliviensis* (1), *P. lucina* (1), *A. spegazzinii* (18), *A. owenii* (5), *T. pinturinus* (3), *A. crispus* (1), *A. meridionalis* (11), *P. bicrispatus* (4) y *P. minimus* (1).

## ACP 2

**Variables.** Largo del p3 (L p3), ancho del p3 (A p3), altura del p3 (Alt. p3), largo del m1 (L m1), ancho del trigónido del m1 (A trig. m1), ancho del talónido del m1 (A tal. m1).

**Especies incluidas.** *D. albiventris* (1), *P. andinus* (1), *A. clemensi* (1), *S. dissimile* (4), *C. fuliginosus* (2), *R. raphanurus* (1), *L. inca* (1), *P. tripotamicus* (1), *P. venetus* (1), cf. *tripotamicus*(1), *G. aktites* (1), *P.*

*riggsi* (1), *P? halleuxi* (1), *P. gracilis* (2), *Ph.? A* (3), *Ph.? B* (1), *P. minutus* (36), *P. pascuali* (1), *P. intermedius* (22), *P. lemoinei* (11), *P. aratae* (5), *P. marshalli* (1), *P. migueli* (4), *P. primus* (6), *P. boliviensis* (3), *P. lucina* (1), *C. chubutensis* (1), *A. spegazzinii* (28), *A. owenii* (19), *T. pinturinus* (6), *T. rothi* (2), *T. simpsoni* (1), *A. bonapartei* (1), *A. crispus* (9), *A. meridionalis* (10), *P. bicrispatus* (4), *P. minusculus* (1) y *P. minimus* (3).

### ACP 3

**Variables.** Ancho del trigónido del m2 (A. trig. m2), ancho del talónido del m2 (A. tal m2), ancho del trigónido del m3 (A. trig. m3) y ancho del talónido del m3 (A. tal m3).

**Especies incluidas.** *D. albiventris* (1), *P. andinus* (1), *D. singularis* (2), **Caenolestidae** [*S. dissimile* (10), *S. parvum* (2), *G. aktites* (1), *C. miocenicus* (1), cf. *tripotamicus* (1), *L. inca* (1), *R. raphanurus* (1), *C. fuliginosus* (2)], **Pichipilidae** [*P. riggsi* (4), *P. centinelus* (1), *P. osborni* (1), *P. gracilis* (3), *Ph.? A* (3), *Ph.? B* (1), *Q. almagacha* (1)], *P. boliviensis* (1), *P. lucina* (1), *P. intermedia* (1), **Palaeothentes** [*P. minutus* (62), *P. intermedius* (26), *P. lemoinei* (20), *P. aratae* (4), *P. marshalli* (2), *P. migueli* (8), *P. pascuali* (1)], *P. primus* (11), **Decastinae** [*A. owenii* (17), *A. spegazzinii* (32), *T. pinturinus* (10), *T. simpsoni* (2), *T. rothi* (1)], **Abderites** [*A. crispus* (7), *A. meridionalis* (47), *A. arauca* (1)], *P. minimus* (11), *P. chenche* (1), *P. rothi* (1), *P. bicrispatus* (6) y *P. minusculus* (1).

### ACP 4

**Variables.** Largo del P3 (L P3), ancho del P3 (A P3), Largo del M1 (L M1) y ancho del M1 (A. M1).

**Especies incluidas.** *C. fuliginosus* (1), *L. inca* (1), *R. raphanurus* (1), *A. maddenii* (1), *P. andinus* (1), *D. albiventris* (1), *P. boliviensis* (1), *P. lucina* (1), *P. antiqua* (1), *P. minutus* (4), *P. intermedius* (1), *P. lemoinei* (5), *P. aratae* (1), *A. spegazzinii* (6), *A. owenii* (2), *A. crispus* (2), *A. meridionalis* (1), *A. araucaniamus* (1).

### ACP 5

**Variables.** Largo del m1 (L m1), largo del trigónido del m1 (L. trig m1), ancho del trigónido del m1 (A. trig. m1), ancho del talónido del m1 (A. tal. m1), largo del m2 (L m2), ancho del talónido del m2 (A. tal m2) y ancho del trigónido del m2 (A. trig. m2).

**Especies incluidas.** *A. crispus* (7), *A. meridionalis* (9) morfo pinturensis (5) y *A. araucaniamus* (1)

### ACP 6

**Variables.** Largo del m2 (L m2), largo del trigónido del m2 (L. trig. m2), ancho del trigónido del m2 (A. trig. m2), largo del trigónido del m3 (L. trig. m3) y ancho del trigónido del m3 (A. trig. m3).

**Especies incluidas.** *A. crispus* (4), *A. meridionalis* (10), morfo pinturensis (29), *A. araucanianus* (1)

## 2. RESULTADOS

### ACP 1 (Tablas 3a-c, Gráficos 1-3)

Como resultado de este ACP el primer componente (CP 1) puede ser considerado un estimador de tamaño global dado que explica un alto porcentaje de la variación total y las variables presentan altos coeficientes positivos. En el componente 2 (CP 2), las variables con los coeficientes más altos son A m2 (0.75) y A m4 (0.63). Por su parte, el componente 3 (CP3) está dominado por la variable A m3 (0.81).

En el extremo de los valores negativos del CP1 se ubican las pequeñas especies de Paucituberculata: entre los Caenolestidae se encuentran las especies de *Stilotherium* (*S. parvum* constituye la especie más pequeñas de todo el orden); entre los Pichipilidae, las especies de *Phonocdromus*; entre los Abderitidae, *P. minimus* y entre los Palaeothentidae, *P. migueli*. Entre las especies de mayor tamaño se encuentran *P. boliviensis*, el abderítido *P. bicrispatus* y el paleoténtido *P. aratae* y (graf. 1).

En el diagrama de dispersión de los CP 2 y CP 3 (graf. 2 y 3) se puede apreciar que los decastinos muestran un marcado gradiente de tamaños desde el m2 al m4, con una gran diferencia de tamaños entre el m2 y el m3 y entre el m3 y el m4. Los paleoténtidos con una relación de tamaños comparable son *P. aratae* y *P. primus*. Entre los decastinos *T. pinturinus* presenta una menor diferencia entre las áreas de dichos molares que *A. owenii* y *A. spegazzinii*. Los cenoléstidos *S. dissimile*, *R. raphanurus* y el paleoténtido *P. boliviensis* son las especies que presentan una escasa diferencia de tamaños m2/3 y m4 proporcionalmente pequeños. En comparación con los didelfimorfios incluidos en el análisis (*D. albiventris*, *P. andinus* y *D. singularis*), los Paucituberculata presentan un m4 reducido en relación con el m2, excepto *P. minimus*, que es la especie del orden con la menor diferencia de tamaños entre el m2 y el m4. *D. albiventris* queda ampliamente separada del resto por el gran tamaño proporcional de su m4.

### ACP 2 (Tablas 4a-c, Gráficos 4-6)

En este ACP, el CP 1 también es un estimador de tamaño global ya que, explica el 72% de la varianza total y los coeficientes de las variables son positivos. El CP2 explica una cantidad importante de la varianza (20%). En este componente, excepto las variables A. tal. m1 y A. trig. m1, las restantes muestran coeficientes altos; las variables relacionadas al p3 con valores negativos y las del m1, positivos. En el diagrama de dispersión de los CP 1 y CP2 (graf. 4) puede verse cómo el CP 2 discrimina entre las especies con pequeños p3 en relación al largo del m1 de las especies con p3 proporcionalmente grande. Entre las primeras se cuentan las especies de *Pliolestes* y *P. minimus*, de pequeño tamaño, y los

decastinos más *Abderites* de tamaño mediano a grande. El CP3 explica un 4.3% de la varianza total y junto con los CP1 y CP2 acumulan un 97.8% de la varianza total. En el CP3 las variables de mayor aporte son L p3 y Alt. p3. En el diagrama de dispersión de los CP 2 y CP 3 (graf. 5 y 6) se puede apreciar que las especies con p3 pequeños se separan en dos agrupamientos: por un lado, las especies de *Abderites* con p3 cortos, altos y trigónidos de los m1 anchos; por el otro, los decastinos, *Pliolestes* y *Pitheculites* con p3 proporcionalmente más largos y bajos y trigónidos de los m1 proporcionalmente más estrechos. Las restantes especies, todas con p3 de mayor tamaño proporcional, incluyen a los cenoléstidos (excepto *Pliolestes*), pichipílicos, *Parabderites*, *Palaeothentes*, *Carlothentes*, *Pilchenia* y los didelfimorfios *D. singularis*, *P. andinus* y *D. albiventris*. Entre estas últimas el CP 3 discrimina entre aquellas con p3 fundamentalmente alto (*P. boliviensis*, *Parabderites*, *P. lucina* y *P. andinus*) de las especies con p3 fundamentalmente largos (*P. marshalli* y *C. chubutensis*). *D. albiventris* se separa ampliamente del resto debido a su gran diferencia de tamaños p3/m1. Esta diferencia se debe principalmente al tamaño del m1, el cual es muy pequeño comparado con los restantes molares.

#### **ACP 3** (Tablas 5a-c, Gráficos 7-8)

Como puede verse en la tabla 5a, existe una alta correlación entre los anchos de los trigónidos y talónidos de los m2-3. A pesar de ello se exploró mediante este ACP la distribución de los grupos principales de Paucituberculata respecto de estas variables. Como resultado, el CP 1 puede ser interpretado como tamaño global y el CP 2 un discriminador de tamaños relativos entre el m2 y m3. Esto es así ya que las variables del m2 se encuentran correlacionadas negativamente, mientras que las del m3 lo hacen positivamente. Por otro lado el CP 3, si bien con un muy bajo eigenvalor, discrimina en base al ancho relativo entre el trigónido y el talónido. En el diagrama de dispersión de los CP 2 y CP 3 (graf. 8) se pueden apreciar a los decastinos ubicados en los valores negativos del CP 2, lo que muestra su mayor tamaño proporcional del m2 en relación al m3. En esta misma ubicación se encuentra *P. chenche*, el que así se diferencia de las otras especies del género, *P. minimus* y *P. rothi*. Estas últimas presentan una menor diferencia de tamaños m2-3. Las especies de *Pichipilus* y *Ph.? B* son las que muestran el mayor ancho proporcional del talónido respecto del trigónido en los m2-3, con *P. osborni* ubicada en el extremo de dicha morfología. En el otro extremo, *P. bicrispatus* y *A. araucaniamus* son las especies que presentan el mayor ancho proporcional del trigónido del m3 respecto del talónido de este molar.

#### **ACP 4** (Tablas 6a-c, Gráficos 9-10)

Como resultado de este ACP, el CP 1 resultó principalmente un estimador de tamaño global. Por su parte, el CP 2 discrimina entre las especies con P3 grande a muy grande (*P. antiqua*, *A. araucaniamus*, *A. meridionalis* y *A. crispus*) de las especies con menor tamaño proporcional del P3 respecto del M1. En el diagrama de dispersión del CP 2 y CP 3 (gráf. 10) puede verse como entre estas últimas, *A. owenii*, *A. spegazzinii*, *P. lemoinei* y *P. intermedius* se caracterizan por presentar P3 anchos en comparación con, por

ejemplo, *P. boliviensis* y *A. maddenii*. *A. crispus* y *A. meridionalis*, ubicadas en el extremo de los valores negativos del CP 2, son las especies con mayor tamaño proporcional del P3.

#### **ACP 5** (Tablas 7a-c, Gráficos 11-12)

En este ACP el CP1 no puede ser considerado un buen estimador de tamaño global debido a que, si bien explica un porcentaje importante de la varianza total (61%), los coeficientes de las variables no son todos positivos. Por un lado, las variables relacionadas al m1 presentan coeficientes positivos mientras que las relacionadas al m2 una correlación negativa. En relación al CP 2, en cambio, todas las variables poseen coeficientes de valores semejantes, relativamente altos y positivos. Así el CP 2 refleja principalmente diferencias de tamaño. En el diagrama de dispersión de los CP 1 y CP 2 (gráf. 11) se agrupan por un lado los especímenes referidos a *A. meridionalis* (incluyendo el morfo pinturense), compartiendo los m1 proporcionalmente pequeños en relación al m2. Por otro lado, los especímenes referidos a *A. crispus* se separan de los restantes por presentar los m1 proporcionalmente grandes en relación a los m2. Entre los especímenes de *A. meridionalis* del santacrucense s.s. y el morfo pinturense existe una discriminación a lo largo del CP 2 que indicaría una tendencia al menor tamaño de los individuos provenientes de la Fm. pinturas (semejantes en tamaño total a *A. crispus*). El ejemplar referido como *A. araucanianus* se separa del resto por presentar el mayor tamaño proporcional del m2 respecto al m1. En el CP 3 las variables de mayor aporte son A tal. m1, A trig m1 y A tal m2, con coeficientes negativos, y L trig m1 y L trig m2, con coeficientes positivos. En el diagrama de dispersión de los CP 1 y CP 3 (gráf. 12) se puede apreciar que los especímenes referidos a *A. meridionalis* provenientes del Santacrucense s.s. se caracterizan por presentar m1 con trigónidos proporcionalmente más cortos, talónidos del m1 más anchos y m2 más cortos y anchos que aquellos del morfo pinturense. *A. araucanianus* se diferencia del resto por el mayor largo proporcional del trigónido del m2.

#### **ACP 6** (Tablas 8a-c, Gráficos 13-14)

A diferencia del ACP 3, aquí el CP1 es un factor discriminador de tamaño global presentando todas las variables correlacionadas de manera positiva y explicando el 82% de la varianza total. En el CP 2 las variables que más aportan son A.trig m2 y A. trig m3, ambas con coeficientes negativos, y L trig. m2 con coeficiente positivo. En el diagrama de dispersión de los CP 1 y CP 2 (gráf. 13) se aprecian dos agrupamientos, *A. crispus* por un lado y los especímenes referidos a *A. meridionalis*, proveniente del santacrucense s.s., más el morfo pinturense por el otro. *A. araucanianus* queda ampliamente separado de los restantes debido al mayor tamaño de sus m2-3. Los individuos referidos a *A. meridionalis* del Santacrucense s.s. y al morfo pinturense se diferencian entre sí a lo largo del CP 2 por el mayor ancho proporcional de los m2-3 de los especímenes santacrucenses. Los tres primeros componentes explican un 97% de la varianza total. En el CP 3 la variable de mayor aporte es L trig m3. Respecto de este componente, parece existir dentro de los grupos cierta variación en cuanto al largo del trigónido del m3. El extremo de acortamiento del trigónido de este molar está presente en *A. araucanianus*, donde además,

el trigónido es más ancho que en los restantes agrupamientos. En el diagrama de dispersión de los CP 2 y CP 3 (gráf. 14) puede apreciarse el solapamiento en la distribución de *A. crispus* y *A. meridionalis* del santacruceño s.s.. Ambos grupos comparten el mayor ancho proporcional de sus m2-3 en comparación con los m2-3 del morfo pintureño.

### 3. DISCUSION

#### 3.1. Gradiente de tamaños desde el m1 al m4

Marshall (1980: 31) señaló que los Caenolestidae (=Paucituberculata) se caracterizan por tener una marcada reducción de tamaño entre el m1 y el m4, así como un muy pequeño m4. En este trabajo se analizaron estos caracteres considerando las diferencias de tamaño de las áreas de los m2-4. Como puede apreciarse en los gráficos 2 y 3, los Paucituberculata están caracterizados por presentar un pequeño m4, al menos en comparación con los didelfimorfios incluidos en el análisis. La única excepción la constituye *P. minimus*, con un m4 proporcionalmente grande, aunque sin alcanzar las proporciones de, por ejemplo, *D. singularis* o *P. andinus* (Tabla 9.a). En cuanto al gradiente de tamaños entre los m2-4, los decastinos *A. owenii*, *A. spegazzinii* y *T. pinturinus* muestran las diferencias más marcadas entre los m2-3 y m3-4. Los decastinos *T. simpsoni* y *T. rothi* no pudieron ser incluidos en el análisis debido a la ausencia de m4 preservados en los especímenes referidos a estas especies. Sin embargo, se puede inferir que tuvieron un gradiente de tamaños comparable al de *A. owenii* o *A. spegazzinii*. Tomando como referencia de la diferencia de tamaños entre los m2 y m3 al índice  $Am3/Am2$  (Tabla 9.a), tanto *T. simpsoni* como *T. rothi* tienen valores comparables a los restantes decastinos y, a juzgar por los alvéolos y raíces de los m4 preservados, la diferencia de tamaños entre los m3-4 también fue comparable, con lo cual estas especies habrían tenido un gradiente igualmente marcado. Estas características de la dentición de los decastinos fueron consideradas rasgos diagnósticos de *Acdestis* por Marshall (1980: 54) y de los Acdestinae por Bown y Fleagle (1993: 17). Entre las especies de *Palaeothentes*, sólo *P. aratae* y *P. primus* muestran un marcado gradiente de tamaños entre los m2-4. Las restantes especies de Paucituberculata presentan una menor diferencia de tamaños m2-3. En combinación con una escasa diferencia de tamaños entre los m2-3, *P. boliviensis* y los cenoléstidos *S. dissimile*, *S. parvum* y *R. raphanurus* se caracterizan por presentar un muy pequeño m4 en relación al m3.

#### 3.2. Tamaño del p3

En este estudio se analizó el tamaño del p3 considerando simultáneamente tres variables de este premolar (largo, ancho y altura) conjuntamente con tres variables del m1 (largo, ancho del trigónido y ancho del talónido). Este análisis multivariado permitió establecer diferencias de tamaño relativas entre el p3 y el m1, que no pueden ser descriptas separadamente por ningún índice aislado entre pares de variables (Tabla 9.b). Los resultados coinciden en gran parte con las observaciones realizadas por autores previos. Un p3 reducido fue considerado diagnóstico de *Abderites*, *Pitheculites*, los decastinos y el cenoléstido *Pliolestes*



(Marshall, 1980; Pascual y Herrera, 1973; Bown y Fleagle, 1993). A partir de los resultados de este estudio se concluye que esos taxones tienen un p3 reducido en relación al m1, aunque existe una diferenciación entre taxones con p3 de coronas más bien altas (*Abderites*), de aquellos que muestran p3 reducidos pero de coronas proporcionalmente más bajas (decastinos, *Pliolestes* y *Pitheculites*). Entre los restantes Paucituberculata el p3 es de tamaño moderado a grande. En las especies donde el p3 es grande, el mayor tamaño proporcional se debe a que este diente es principalmente más largo o más alto que en el resto. Entre los paleotentininos, se destaca el mayor tamaño proporcional del p3 en *P. marshalli* y *C. chubutensis* debido, fundamentalmente, al mayor largo del premolar. Entre las especies con p3 grandes, proporcionalmente más altos que en el resto, se encuentran *P. lucina*, *P. boliviensis*, *P. bicrispatus* y *P. minusculus*. La mayor altura del p3 de *P. boliviensis* había sido considerado un rasgo diagnóstico de este taxón por Marshall (1980: 85). *P. antiqua* no pudo ser incluida en el análisis debido a la ausencia de restos con la serie p3-m1 completa. A pesar de esto, se pudo reconstruir un índice tentativo a partir de los restos conocidos (Tabla 9.b), el que permite estimar que esta especie contó con una serie p3-m1 de dimensiones comparables a las de *P. lucina* y *P. bicrispatus*. Entre los Pichipilidae, cabe destacar, que *Phonocdromus?* sp. nov. B posee un p3 proporcionalmente muy grande respecto de las restantes especies de la familia.

### 3.3. Forma de la mandíbula

La forma de la mandíbula fue expresada por Marshall (1980) como una relación entre el largo y el alto, mencionando como rasgo diagnóstico de los Palaeothentinae la presencia de mandíbulas más altas y cortas que en los “Caenolestinae” (=Caenolestidae + Pichipilidae) y altas y cortas en los Abderitinae. En este estudio se tomó la altura mandibular en dos puntos: en el límite m1-2 y m2-3. Por otro lado se midió el largo de la serie m1-4. Luego se construyó un índice con el largo m1-4 vs la altura mandibular promedio (Tabla 9.c). Aunque pocas especies y especímenes pudieron ser comparados, se incluyeron representantes de los principales grupos. Al menos en la porción mandibular comparada se encontró que en todos los grupos existen especies con mandíbulas proporcionalmente altas y otras con mandíbulas proporcionalmente bajas. Las mandíbulas más bajas están particularmente presentes entre los Caenolestidae (*S. dissimile*, *R. raphanurus*) aunque en esta familia también hay especies con mandíbulas tan altas como aquellas de los Palaeothentidae (*S. parvum*, *Pliolestes* cf. *tripotamicus*); además, entre los especímenes referidos a *A. spegazzinii* hay mandíbulas tan bajas como aquellas referidas a *S. dissimile*. Las mandíbulas más altas se encuentran entre algunos especímenes de *P. aratae*, *A. crispus* y *A. owenii*.

### 3.4. Ancho trigónido-talónido de los m2-3

El carácter “estrecho” de los trigónidos de los m2-3 fue considerado un rasgo diagnóstico de los Pichipilinae (Marshall, 1980, Ortiz Jaureguizar, 1997). En este trabajo se realizó una comparación de este rasgo en la totalidad de las especies del orden, para lo cual se llevó a cabo un análisis multivariado (ACP 3) que incluyó como variables los anchos de los trigónidos y talónidos de ambos molares.

Adicionalmente, se confeccionaron índices que expresaran dicha relación (Tabla 9.d). En el gráfico 8 se puede apreciar que la mayor parte de las especies tienen los m2-3 con anchos trigónido-talónido aproximadamente iguales. Las especies cuyos molares se alejan más de este patrón son *Ph.? B*, *P. riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni*, esta última mostrando el extremo de estrechamiento de los trigónidos en relación a los talónidos. En cambio, *P. gracilis* y *Ph.? A*. tienen trigónidos estrechos en los m2 y ligeramente subiguales en los m3, semejando así las proporciones de *S. dissimile*. Por otro lado este análisis reflejó las relaciones de ancho trigónido talónido del m3 de *P. bicrispatus* y *A. araucanianus*. En ambas especies los m3 se caracterizan por tener trigónidos de los m3 notablemente más anchos que los talónidos. Así, este rasgo morfométrico permite diferenciar a *P. bicrispatus* de *P. minusculus* y a *A. araucanianus* de *A. crispus* y *A. meridionalis*.

### 3.5. Tamaño del P3

Al igual que en el análisis del tamaño del p3, restringido a las variables de los p3-m1, aquí se incluyeron sólo las variables de la serie P3-M1; de esta manera se pudo comparar la mayor cantidad posible de Paucituberculata. Aún así, el análisis quedó restringido a un número reducido de especies. En los gráficos 9 y 10 puede verse que las especies de *Abderites* se separan de las restantes por el mayor tamaño proporcional del P3. El P3 en los representantes de este género es un diente notablemente agrandado, constituyendo una estructura cortante que tiene como antagonista oclusal al trigónido del m1. Tanto *A. crispus* como *A. meridionalis* muestran el extremo de agrandamiento de dicho premolar; *A. araucanianus*, en cambio, presenta un P3 proporcionalmente más pequeño, lo que concuerda con el menor tamaño proporcional del m1 en este taxón (véase más abajo). *P. antiqua* es otra de las especies con un P3 grande, aunque en ésta el agrandamiento del P3 está dado principalmente por su mayor ancho relativo. *P. minimus* es la única especie del género de la cual se conoce su dentición superior. Si bien no se han preservado series P3-M1 completas, se confeccionó un índice a partir de los P3 y M1 aislados referidos a esta especie (Tabla 9.e). El valor de dicho índice indica que la relación de tamaños P3-M1 inferida para *P. minimus* es comparable a la de *A. meridionalis*.

### 3.6. Tamaño total

El tamaño total puede ser estimado a partir del largo de la serie m1-4, pero también a partir de la dispersión de las especies a lo largo del CP 1 en los ACP 1 y ACP 3.

*Palaeothentes* es el género que muestra la mayor diferencia de tamaños entre las especies, con *P. pascuali* en el extremo de los valores pequeños y *P. aratae* entre las de mayor tamaño. Los Caenolestidae y Pichipilidae incluyen las especies más pequeñas del orden, *S. parvum* y *Ph.? A* respectivamente. Entre los Abderitidae, *P. minimus* es la especie más pequeña de la familia mientras que *P. bicrispatus*, y posiblemente *A. araucanianus*, las de mayor tamaño. *T. simpsoni* constituye el decastino más grande, mientras que *T. rothi* es el más pequeño.

### 3.7. Sobre las especies de *Abderites*

En su revisión de los Abderitinae (=Abderitidae) Marshall (1976) diagnosticó a *A. crispus* por presentar m2-4 más pequeños y m1 más largo y ancho que *A. meridionalis*. En contraposición, diagnosticó a *A. meridionalis* por presentar m1 más cortos y estrechos y m2-4 más grandes y robustos que *A. crispus*. Las mismas conclusiones acerca de estas diferencias entre *A. crispus* y *A. meridionalis* fueron alcanzadas por Dumont *et al.* (2000); pero estos autores consideraron que se trataban de los extremos de un gradiente de variación y consideraron a ambas especies sinónimas. Estos autores estudiaron de manera conjunta los especímenes referidos hasta ese momento a *A. meridionalis*, provenientes de la Fm. Santa Cruz (localidades Mte. Observación y Mte. León), y nuevos especímenes procedentes tanto de las localidades santacruzenses como de la Fm. Pinturas; sin embargo los números de colección y repositorio no fueron brindados por lo que no se sabe si en este estudio se analizaron los mismo especímenes. En relación a los materiales de la Fm. Pinturas, Dumont *et al.* (2000) señalaron que son más semejantes a *A. meridionalis* en cuanto al tamaño relativo de los m1-2, si bien tienden a ser más pequeños en tamaño total. Estos autores concluyeron señalando que la diferenciación en base al tamaño de los dientes entre *A. meridionalis* y *A. crispus* no resulta clara sino que es reemplazada por una distribución continua de tamaño.

Los resultados de este estudio concuerdan con Marshall (1976, 1980) en la distinción de *A. meridionalis* y *A. crispus* en cuanto a la diferencia de tamaños m1-2, y con Dumont *et al.* (2000) en la existencia, en los ejemplares de la Fm. Pinturas, de las mismas relaciones de tamaño m1-2 que los especímenes santacruzenses referidos a *A. meridionalis*. Adicionalmente, agrega más información acerca de ciertos rasgos morfométricos de *A. meridionalis*, *A. crispus* y los especímenes provenientes de la Fm. Pinturas. Las características morfométricas (y también cualitativas, véase el capítulo “Sistemática”) de los especímenes pinturenses hacen de estos un morfo referible a *A. meridionalis* pero diferenciable de los especímenes santacruzenses en ciertos rasgos: m1 con trigónidos proporcionalmente más largos, talónidos del m1 más estrechos y m2-3 más largos y estrechos. Además, como puede verse en la figura XIV el morfo pinturense se diferencia de *A. crispus* y *A. meridionalis* por la presencia de m2-3 estrechos y alargados, y trigónidos de los m2 proporcionalmente más largos. Por otro lado, *A. crispus* se diferencia de los restantes por el mayor tamaño proporcional del m1, principalmente debido al mayor largo proporcional del trigónido de este molar. Finalmente, tanto *A. crispus* como *A. meridionalis* muestran cierta variación en el largo del trigónido del m3, siendo el extremo acortamiento de éste un carácter propio de *A. araucanianus*.

## CAPÍTULO V

### ANÁLISIS FILOGENÉTICO

#### 1. TAXONES Y CARACTERES ANALIZADOS

##### 1.1. Taxones incluidos en el análisis

El análisis filogenético fue llevado a cabo tomando a 56 especies y un espécimen (previamente referido como *Dracolestes* sp.) como taxones terminales. Como grupos externos fueron incluidos un peradectoideo, *Alphadon clemensi*, y tres didelfoideos, *Derorhynchus singularis*, *Pucadelphys andinus* y *Didelphis albiventris*. Entre las especies de *Alphadon*, se eligió a *A. clemensi* debido a que cuenta con especímenes referidos constituidos por dentición inferior y superior relativamente completa. *Derorhynchus* y *Pucadelphys* son representantes de los Didelphidae. *D. singularis* es la especie del género que cuenta con la dentición más completa, mientras que *Derorhynchus minutus* (Goin *et al.*, 1999), es conocida por materiales muy fragmentarios. *P. andinus*, única especie del género, se encuentra representada por ejemplares sumamente completos (Marshall y Muizon, 1995). El establecimiento de los estados de carácter en estas tres especies se realizó a partir de la observación directa de los especímenes detallados en la sección Materiales y Métodos (capítulo II, 2) y de las figuras publicadas por Eaton (1993) para *A. clemensi*, Oliveira (1998) para *D. singularis* y Marshall y Muizon (1995) para *P. andinus*.

Como grupo interno se incluyeron las siguientes especies: tres especies de Paucituberculata basales estudiadas recientemente, *Riolestes capricornicus*, *Dracolestes lacustris*, *Evolestes hadrommatos* y *Dracolestes* sp. (Goin *et al.*, MS-a-; Goin *et al.*, en prensa); tres especies de Paucituberculata provenientes del Eoceno de Perú (Goin y Candela, 2004), *Perulestes fraileyi*, *Perulestes cardichi* (Caenolestidae) y *Sasawatsu mahaynaq* (cf. Palaeothentidae); un Pichipilinae del Eoceno Temprano Patagonia, *Quirogalestes almagaucha*, (Goin y Candela, 1998); dos especies de paleoténtidos, *Pilchenia antiqua* y *Pilchenia intermedia*, y un ?Caenolestidae innominado estudiados recientemente y provenientes del Oligoceno Temprano de Patagonia (Goin *et al.*, MS-b-); los “Caenolestidae” (Marshall, 1990, Marshall *et al.*, 1990) *Caenolestes fuliginosus*, *Rhyncholestes raphanurus*, *Lestoros inca*, *Stilotherium dissimile*, *Pliolestes tripotamicus*, *Pliolestes venetus*, *Pichipilus riggsi*, *Pichipilus centinelus*, *Pichipilus osborni*, *Pichipilus halleuxi* y *Phonocdromus gracilis*; los Palaeothentidae (Bown y Fleagle, 1993) *Acdestodon bonapartei*, *Acdestis owenii*, *Acdestis spegazzinii*, *Acdestis maddenii* (Goin *et al.*, 2003), *Trelewthentes rothi*, *Titanothentes simpsoni* (Rae *et al.*, 1996), *Palaeothentes pascuali*, *Palaeothentes minutus*, *Palaeothentes intermedius*, *Palaeothentes lemoinei*, *Palaeothentes aratae*, *Palaeothentes primus*, *Palaeothentes marshalli*, *Palaeothentes migueli*, *Carlothentes chubutensis*, *Palaeothentes*

*boliviensis*, *Pilchenia lucina* y los Abderitidae (Marshall *et al.*, 1990) *Abderites meridionalis*, *Abderites crispus*, *Parabderites bicrispatus*, *Parabderites minusculus*, *Pitheculites minimus*, *Pitheculites rothi* (Marshall, 1990) y *Pitheculites chenche* (Dumont y Bown, 1997).

Además de las especies mencionadas se incluyeron las nuevas especies reconocidas en este trabajo: *Stilotherium parvum* sp. nov., *Gaimanlestes aktites* gen. et sp. nov., *Caenolestoides miocenicus* gen. et sp. nov., *Phonocdromus?* sp. nov. A., *Phonocdromus?* sp. nov. B., *Titanothentes pinturinus* sp. nov. y *Abderites araucanianus* sp. nov.

Las abreviaturas de las especies estudiadas son las siguientes

<i>Alphadon clemensi</i> : <i>A. clemensi</i>	<i>Perulestes fraileyi</i> : <i>P.?</i> <i>fraileyi</i>
<i>Pucadelphys andinus</i> : <i>P. andinus</i>	<i>Sasawatsu mahaynaq</i> : <i>S. mahaynaq</i>
<i>Didelphis albiventris</i> : <i>D. albiventris</i>	<i>Palaeothentes boliviensis</i> : <i>P. boliviensis</i>
<i>Derorhynchus singularis</i> : <i>D. singularis</i>	<i>Pilchenia lucina</i> : <i>P. lucina</i>
<i>Riolestes capricornicus</i> : <i>R. capricornicus</i>	<i>Pilchenia antiqua</i> : <i>P. antiqua</i>
<i>Dracolestes lacustris</i> : <i>D. lacustris</i>	<i>Pilchenia intermedia</i> : <i>P. intermedia</i>
<i>Dracolestes</i> sp.: <i>Dracolestes?</i>	<i>Carlothentes chubutensis</i> : <i>C. chubutensis</i>
<i>Evolestes hadrommatos</i> : <i>E. hadrommatos</i>	<i>Palaeothentes primus</i> : <i>P. primus</i>
? <i>Caenolestidae</i> innominado: <i>Cae</i> sp.	<i>Palaeothentes minutus</i> : <i>P. minutus</i>
<i>Gaimanlestes aktites</i> : <i>G. aktites</i>	<i>Palaeothentes aratae</i> : <i>P. aratae</i>
<i>Stilotherium dissimile</i> : <i>S. dissimile</i>	<i>Palaeothentes pascuali</i> : <i>P. pascuali</i>
<i>Stilotherium parvum</i> : <i>S. parvum</i>	<i>Palaeothentes intermedius</i> : <i>P. intermedius</i>
<i>Pliolestes tripotamicus</i> : <i>P. tripotamicus</i>	<i>Palaeothentes lemoinei</i> : <i>P. lemoinei</i>
<i>Pliolestes venetus</i> : <i>P. venetus</i>	<i>Palaeothentes marshalli</i> : <i>P. marshalli</i>
<i>Caenolestoides miocenicus</i> : <i>C. miocenicus</i>	<i>Palaeothentes migueli</i> : <i>P. migueli</i>
<i>Rhyncholestes raphanurus</i> : <i>R. raphanurus</i>	<i>Acdestis spegazzinii</i> : <i>A. spegazzinii</i>
<i>Caenolestes fuliginosus</i> : <i>C. fuliginosus</i>	<i>Acdestis owenii</i> : <i>A. owenii</i>
<i>Lestoros inca</i> : <i>L. inca</i>	<i>Acdestis maddeni</i> : <i>A. maddeni</i>
<i>Pichipilus osborni</i> : <i>P. osborni</i>	<i>Acdestodon bonapartei</i> : <i>A. bonapartei</i>
<i>Pichipilus riggsi</i> : <i>P. riggsi</i>	<i>Titanothentes simpsoni</i> : <i>T. simpsoni</i>
<i>Pichipilus centinelus</i> : <i>P. centinelus</i>	<i>Titanothentes pinturinus</i> : <i>T. pinturinus</i>
<i>Pichipilus halleuxi</i> : <i>P?</i> <i>halleuxi</i>	<i>Trelewthentes rothi</i> : <i>T. rothi</i>
<i>Quirogalestes almagaucha</i> : <i>Q. almagaucha</i>	<i>Abderites crispus</i> : <i>A. crispus</i>
<i>Phonocdromus gracilis</i> : <i>Ph. gracilis</i>	<i>Abderites meridionalis</i> : <i>A. meridionalis</i>
<i>Phonocdromus?</i> sp. nov. A: <i>Ph.?</i> A	<i>Abderites araucanianus</i> : <i>A. araucanianus</i>
<i>Phonocdromus?</i> sp. nov. B: <i>Ph.?</i> B	<i>Parabderites bicrispatus</i> : <i>P. bicrispatus</i>
<i>Perulestes cardichi</i> : <i>P. cardichi</i>	<i>Parabderites minusculus</i> : <i>P. minusculus</i>

*Pitheculites minimus*: *P. minimus*

*Pitheculites chenche*: *P. chenche*

*Pitheculites rothi*: *P. rothi*

## 1.2. Taxones no incluidos en el análisis

*Pseudhalmariphus guaraniticus*. El holotipo de esta especie está actualmente perdido, la discusión de este taxón (capítulo VI, 1.2) se basó en las figuras dadas por Ameghino (1902d, fig. 5; 1903, fig. 2; 1899b, fig. 5).

*Acdestoides praecursor*. No fué incluido debido a que sólo está representado por una rama mandibular con un solo molar muy deteriorado. La discusión de esta especie se realizó en el capítulo VI (punto 2).

*Hondathentes cazador*. En el transcurso de este trabajo no se pudo contar para su estudio con el espécimen tipo por lo cual este taxón fue sólo discutido en el capítulo VI (punto 1.3.5.).

Tampoco estuvieron disponibles los materiales estudiados por Flynn *et al.* (2002) provenientes del más tardío Mioceno Temprano de Chile. En dicho trabajo se reconoció una nueva especie de paleoténtido nominada *Palaeothentes smeti*; este taxón fue discutido en el capítulo VI (punto 1.2.).

## 1.3. Descripción de los caracteres

En el análisis filogenético se tuvieron en cuenta 75 caracteres. Para cada carácter se brinda a continuación su descripción y se señala su inclusión en análisis filogenéticos previos o su mención en las descripciones y/o diagnosis respectivas. En determinados casos los caracteres requirieron ser reformulados a partir de su propuesta original; en todos los casos se señaló como “Car. xxx” al número de carácter dado por su autor original o “Nod. xxx”, para referir al nodo del árbol filogenético donde el carácter fue indicado como sinapomorfía.

**1- Vacuidades anteorbitales:** ausentes (0), presentes (1). Las vacuidades anteorbitales se ubican inmediatamente por encima del foramen infraorbitario. Están delimitadas por los huesos nasal, frontal y maxilar y abren en un amplio seno entre los huesos nasoturbinal y maxilar (Osgood, 1921:107). Esta característica está presente en la mayoría de las especies de cenoléstidos vivientes, entre ellas en *L. inca*, donde el carácter es polimórfico, *C. fuliginosus* y *R. raphanurus* (Bublitz, 1987). Las vacuidades anteorbitales fueron mencionadas para *P. centinelus* (Marshall y Pascual, 1977; Marshall, 1980 Car. 1; Marshall *et al.*, 1990, Nod. 32) pero estudios más recientes pusieron en duda su presencia y su estado fue considerado no comparable (Goin *et al.*, MS-a-, Car. 1). En el presente estudio se coincide con Goin *et al.*

(MS-a-) en que no es posible determinar el estado de este carácter en *P. centinelus* debido al pobre estado de preservación del cráneo. De los restantes taxones analizados existen escasos restos craneanos que hayan conservado el contacto entre los huesos nasal, frontal y maxilar. La ausencia de este carácter se verificó en las siguientes especies: *P. andinus*, *E. hadrommatos*, *P. minutus* y *A. owenii*.

**2- Tamaño y orientación del primer incisivo inferior:** pequeño y subvertical (0), hipertrofiado y procumbente (1), grande pero no hipertrofiado ni procumbente (2). La hipertrofia y procumbencia del primer incisivo inferior fue considerada un carácter derivado de los Caenolestidae por Marshall (1980, Car. 5a) y Marshall *et al.* (1990, Nod. 28), entre otros autores. Aquí, la formulación del carácter fue tomada de Goin *et al.* (MS-a- Car. 4). En muchos taxones estudiados (*e.g.*, *S. parvum*) el i2 no se ha conservado, pero sí su alvéolo, por lo que en dichos casos se pudo inferir el estado del carácter a partir de los restos preservados.

**3- Orientación del extremo anterior del dentario:** horizontal a subhorizontal (0), proyectado dorsalmente (1). La porción anterior de la rama horizontal (entre el p3 y el i2) puede adoptar distintas orientaciones en sentido dorso-ventral. El estado 0 se refiere a la morfología mandibular en donde, por delante del p3, la mandíbula se orienta de manera que su borde ventral es totalmente horizontal o ligeramente proyectado hacia arriba. En los taxones que presentan el estado 1, la región anterior mandibular se encuentra proyectada hacia arriba, por lo que en vista lateral el borde ventral es oblicuo en sentido dorso-ventral (véase fig.11). El estado 0 está presente en *P. andinus*, *D. singularis*, los “Caenolestidae”, Palaeothentidae y *Parabderites*. El estado 1 está presente en *A. crispus*, *A. meridionalis*, *P. minimus* y *P. chenche*. En estas últimas especies el estado 1 está asociado con la orientación menos procumbente del incisivo hipertrofiado.

**4- Diastemas en la dentición inferior antemolar:** ausentes (0), presentes (1). En el estado 0 los dientes entre el p3 y el i2 son contiguos, es decir, no existen diastemas entre ellos. En el estado 1, por el contrario, existe un espacio entre algunos de los dientes antemolares, una condición que está asociada en muchos casos a un alargamiento mandibular. En *P. bicrispatus*, el diastema se encuentra ubicado entre el p3 y el diente inmediato anterior el cual es de homología incierta (?p2). Adicionalmente, la presencia de diastema en este taxón está asociada con un alargamiento mandibular anterior denotado por el alargamiento anteroposterior de los alvéolos y dientes antemolares. En *A. meridionalis* existe un diastema por delante del diente inmediato anterior al p3 (?p2) y, al igual que en *P. bicrispatus*, los alvéolos o dientes preservados están bien alargados anteroposteriormente. En *D. singularis* existe un diastema por delante del p2 y la mandíbula se encuentra alargada, condición que fue descripta por Marshall (1987). Entre los cenoléstidos, existen diastemas en *L. inca* y en *R. raphanurus*. En esta última especie existe un diastema por delante del p2 y, adicionalmente, la mandíbula se encuentra alargada; de esta manera los dientes anteriores no se encuentran imbricados unos sobre otros como ocurre, por ejemplo, en *C.*

*fuliginosus*, *L. inca* o *S. dissimile*. En *P. tripotamicus*, si bien la región anterior mandibular está parcialmente preservada, es posible apreciar que no existen diastemas por delante del p3 o p2.

**5- Cantidad de dientes antemolares:** 8 (0), menos de 8 (1). Como fue discutido en la Introducción, existen problemas, hasta el momento irresolubles, en cuanto al establecimiento de las homologías de los dientes entre los i3 y p3 de los Paucituberculata. Esta situación hace que caracteres considerados en filogenias previas tales como “número de incisivos” o “presencia/ausencia de p2” no puedan ser establecidos con certeza. Es por esta razón que aquí se eligió considerar el carácter de reducción o no en el número de dientes antemolares respecto del patrón plesiomorfo de los Marsupialia. La presencia de cuatro incisivos inferiores (y por lo tanto 8 dientes antemolares contando al canino y los 3 premolares) es considerada la condición primitiva para los Marsupialia (Marshall, 1979; Hershkovitz, 1995; Cifelli y Muizon, 1998; Sánchez-Villagra, 2003). Entre los Paucituberculata existe variación en el número de dientes antemolares, encontrándose desde el número máximo (*S. dissimile* y *Ph.? A*) hasta una reducción a cinco en algunos especímenes de *A. owenii* (véase Introducción). Ocho dientes antemolares están presentes en *P. andinus*, *D. albiventris*, *P. gracilis*, *Ph.? A* y algunos especímenes de *C. fuliginosus* y *S. dissimile*. El carácter en *A. clemensi* ha sido considerado no comparable debido a la ausencia de restos preservando la región mandibular anterior. Clemens y Lillegraven (1986) señalaron que al menos algunas especies de *Alphadon* presentan cuatro incisivos. Sin embargo, Cifelli y Muizon (1998) han señalado desconocer material édito que verifique dicha condición en algún espécimen referido a este género y menciona que al menos una especie de *Alphadon* (*Alphadon eatoni*, Cifelli y Muizon 1998) presenta 3 incisivos (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Siguiendo a Paula Couto (1962, pero véase Marshall, 1987) *D. singularis* presenta cuatro incisivos y, por lo tanto, ocho dientes antemolares. Marshall (1980, tabla 20 Car. 4) consideró que la presencia de cuatro incisivos inferiores es la condición plesiomórfica para los Paucituberculata, mientras que la condición derivada es la reducción a tres o dos incisivos (Palaeothentidae y Abderitidae). Marshall *et al.* (1990, Nod. 33), también incluyeron como carácter el número de incisivos, estableciendo una fórmula de  $I/i \ 3/2$  para los Palaeothentidae y Abderitidae. El número de incisivos también fue incluido previamente en el análisis de Goin *et al.* (MS-a-, Car. 3). La cantidad de raíces del p2 fue considerada por Marshall (1980, tabla 19 Car.3) y la reducción u ocasional pérdida del p2 por Bown y Fleagle (1993, Car. 2).

**6- Tamaño del p3:** moderado a bien desarrollado (0), reducido (1). El tratamiento del carácter sigue a Goin *et al.* (MS-a-, Car. 5), excepto por la eliminación de la condición cortante en el estado 2. Este carácter fue discutido en el capítulo de Morfometría (capítulo IV, 3). Los diferentes estados se establecieron como proporciones del largo, ancho y altura del p3 respecto del largo total del m1 (véase Tabla 9.b) y se consideró que el p3 es reducido (estado 1) cuando:  $Lp3/L \ m1 < 0.5$ ,  $Alt.p3/L \ m1 < 0.42$  y  $Ap3/L \ m1 < 0.27$  mientras que es considerado moderadamente desarrollado a bien desarrollado (estado 0) cuando los índices mencionados superan los valores fijados para el estado 1. El p3 está reducido en



*Pliolestes*, *A. bonapartei*, *A. owenii*, *A. spegazzinii*, *T. pinturinus*, *T. rothi*, *T. simpsoni*, *Pitheculites* y *Abderites* (véanse los gráfs. 5 y 6).

La morfología del p3, en términos de tamaño (altura del p3 en relación a la del m1) y cantidad de raíces, fue tomada en cuenta por Marshall (1980, tabla 19 caracteres 4 y 5 y tabla 20 carácter 5c). En el análisis sistemático de la familia Palaeothentidae realizado por Bown y Fleagle (1993), se consideraron tres caracteres relacionados con el tamaño del p3: p3 levemente más bajo que el paracónido del m1 (Car. 4), p3 muy pequeño y mucho más bajo que el paracónido del m1 (Car.5) y p3 diminuto y volcado anteriormente (Car. 8). Con relación al primero de ellos cabe aclarar que en todos los paleoténtidos estudiados el p3 es más bajo que el paracónido del m1. Aun en los ejemplares en los que no existe un desgaste importante, la cúspide del p3 no supera la altura del paracónido del m1. Respecto de los dos restantes, ellos se encuentran contenidos en el presente tratamiento del carácter (estado 1). Finalmente, el tamaño del p3 también fue considerado por Ortiz Jaureguizar (1997, Car.1) en su análisis filogenético de la familia Pichipilidae.

**7- Raíces del p3:** birradiculado (0) unirradiculado (1). El p3 de la mayoría de las especies incluidas en el análisis es birradiculado. Los p3 unirradiculados están presentes en *A. crispus*, *A. meridionalis*, *P. chenche*, *T. simpsoni* y *A. owenii*. En *A. owenii* existe variación en el número de raíces, encontrándose p3 unirradiculados y birradiculados; estos últimos pueden presentar una fusión de las raíces en la cara labial. Esta variación en la morfología del p3 en *A. owenii* fue previamente descrita por Marshall (1980, tabla 19 caracteres 4 y 5 y tabla 20 carácter 5c) y Bown y Fleagle (1993). Estos últimos autores discriminaron dos caracteres: p3 birradiculado, con fusión labial de las raíces (Car. 6) y p3 unirradiculado (Car. 7). Dicha variabilidad fue actualmente verificada en las especies de *Acdestis*, *A. owenii* y *A. spegazzinii*: el p3 es claramente birradiculado en la gran mayoría de los especímenes referidos, y en pocos, es unirradiculado (*A. owenii*) ó birradiculado con las raíces fusionadas labialmente (*A. spegazzinii*). Debido a esta distribución de los estados de carácter, la cantidad de raíces del p3 fue considerada un carácter polimórfico para *A. owenii*.

**8- Cúspide anterobasal del p3:** ausente (0), presente (1). Una pequeña cúspide anterior a la cúspide principal del p3, denominada “anterobasal”, puede estar presente en muchas especies de Paucituberculata. En solo dos especies de *Palaeothentes* (*P. minutus* y *P. primus*), que cuentan con numerosos ejemplares referidos, se ha verificado tanto la presencia como ausencia de dicha cúspide, por lo que el carácter fue codificado como polimórfico. En todos los paleoténtidos con p3 de tamaño reducido (e.g., *Acdestis*), esta cúspide está ausente, mientras que en algunos paleoténtidos con p3 desarrollado, como *P. aratae* y *C. chubutensis*, la cúspide anterobasal es muy pequeña. Entre los abderítidos el carácter es polimórfico en *P. minimus*, mientras que en *P. bicrispatus* la cúspide anterobasal está bien desarrollada y, además, presenta crestas laterales (carácter 10). En el ejemplar MLP 57-VII-23-49 de *P. centinelus* el p3 se perdió luego de su descripción original. En esta, Marshall y Pascual (1977) mencionaron que el p3 tiene una cúspide

principal y una posterobasal; por este motivo se asignó a este taxón el estado 0. Este carácter fue considerado previamente por Marshall (1980, Tabla 19 Car. 5) y por Bown y Fleagle (1993, Car. 9).

**9- Talónido del p3:** presente (0), ausente (1). El p3 de las especies plesiomórficas de marsupiales como *A. clemensi* y *P. andinus* presenta una cúspide principal y un talónido posterior. Entre los Paucituberculata el talónido puede estar presente o ausente, ser más o menos acuencado y presentar, como es el caso de muchas especies de “Caenolestidae”, una cresta que lo limita labialmente. En *P. tripotamicus*, a pesar del grado de reducción, el p3 cuenta con un pequeño talónido posterior. Al igual que en el carácter anterior, para *P. centinelus* se siguió la descripción original en donde se menciona la presencia de talónido en el p3. En los Palaeothentidae y Abderitidae el talónido está ausente. En su lugar dos crestas posteriores, una labial y otra lingual, se originan en el extremo distal de la cresta posterior de la cúspide principal (véanse las figs. 8 E-F y 10, F-G). Estas crestas posteriores se extienden hacia la base de la corona con distinto grado de desarrollo en los distintos taxones. En *P. antiqua*, *P. intermedia* y *P. boliviensis* dichas crestas son fuertes mientras que en *P. bicrispatus* alcanzan un desarrollo aún mayor. Bown y Fleagle (1993, Car. 3) consideraron que el p3 de los Palaeothentidae cuenta con un talónido e incluyeron en su filogenia el carácter estrecho del mismo.

**10- Crestas linguales anteriores del p3:** ausentes (0), presentes (1). El p3 de las especies generalizadas de marsupiales, así como el de la mayoría de los Paucituberculata, carece de crestas linguales en su mitad anterior. Además de las ya mencionadas crestas laterales posteriores (véase carácter 9) pueden estar presentes dos crestas linguales adicionales: una que parte de la cúspide principal y otra que se origina en la cúspide anterobasal (véase figs. 10, F-G). Este patrón está presente en el p3 de *P. boliviensis*, *P. intermedia*, *P. antiqua*, *P. bicrispatus* y *P. minusculus*.

**11- Cúspide principal del p3:** vertical (0), inclinada lingualmente (1). La cúspide principal del p3 puede ser vertical o, por el contrario, puede estar inclinada lingualmente. Este carácter se puede apreciar más claramente en vista anterior. En los pichipílidos que han conservado el p3, la cúspide principal se encuentra volcada lingualmente (estado 1, figs. 6, E) mientras que en el resto de los taxones es vertical (estado 0).

**12- Contacto p3-m1:** p3-m1 contiguos (0), p3 ubicado, total o parcialmente, por debajo del trigónido del m1 (1). Este carácter fue tomado de Goin et al. (MS-a-, Car. 27). En los marsupiales generalizados la cara anterior del m1 desarrolla una muesca que aloja al extremo más posterior del p3 por lo que ambos dientes se encuentran en contigüidad. En los Paucituberculata, por el contrario, el talónido, o la porción más posterior del p3 limitada por las crestas posterolaterales, se ubica por debajo del extremo anterior del m1. La variante extrema está presente en las especies con p3 sumamente reducidos como es el caso de *Abderites* donde todo el premolar se ubica por debajo del trigónido del m1 (Lám. 13, C). En los

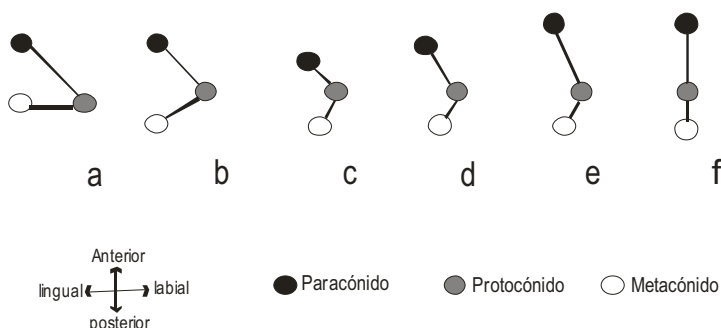
paleoténtidos y abderítidos la cresta posterolabial del p3 contacta con la cresta anterior del trigónido (carácter 18) mientras que la cresta posterolabial del p3 lo hace con la base del paracónido (véase figs. 8 E-F).

**13- Grosor del esmalte en los molares:** capa de esmalte uniforme a través de toda la superficie del molar (0), marcada diferencia de grosor del esmalte entre las caras laterales y oclusal (1). Este carácter fue tomado de Goin *et al.* (MS-a-, Car. 28). Como fue mencionado por estos autores, en las familias Pichipilidae, Palaeothentidae y Abderitidae existe una diferencia de grosor en la capa de esmalte de los molares. La capa de esmalte que cubre la cuenca del talónido y el trigónido está notablemente adelgazada en comparación con las caras laterales. Esto es claramente visible en los ejemplares juveniles, si bien dicha capa se pierde rápidamente con el desgaste. El carácter no se pudo establecer para *A. maddeni* debido al grado de desgaste de los molares, aunque probablemente presente el mismo estado que los restantes paleoténtidos.

**14- Estructura del trigónido del m1:** metacónido no retrasado con relación al protocónido, para y metacónido relativamente próximos (0), metacónido algo retrasado con relación al protocónido, para y metacónido relativamente próximos (1), metacónido muy retrasado en relación al protocónido, para y metacónido relativamente próximos (2), metacónido muy retrasado en relación al protocónido, para y metacónido distantes (3), metacónido muy retrasado en relación al protocónido, para y metacónido muy separados (4), paracónido, protocónido y metacónido alineados (5). Como “estructura del trigónido del m1” se consideran las relaciones espaciales entre el para-, proto- y metacónido de dicho molar. El metacónido puede ubicarse apareado al protocónido en un eje transversal (labiolingual) del molar y el paracónido ubicarse en una posición algo lingual y separado del metacónido por un valle relativamente estrecho. Este tipo de trigónido (estado 0, Figura a) está presente en *P. andinus*, *D. albiventris*, *Cae. sp.* y en todos los “Caenolestidae” excepto *P. tripotamicus*, *C. fuliginosus*, *L. inca* y *R. raphanurus*. En estas últimas cuatro especies y en *A. clemensi*, el metacónido se encuentra en una posición posterior respecto del protocónido mientras que el para- y el metacónido se mantienen relativamente próximos, tal como ocurre en el estado anterior (estado 1, Figura b). El metacónido en los paleoténtidos está muy retrasado respecto del protocónido, mientras que el para- y el metacónido pueden estar relativamente próximos (estado 2, Figura c), tal como ocurre en *P. lucina* y *P. antiqua*. También pueden estar distantes (*i.e.*, más separados que en el estado 2), tal como se observa en *C. chubutensis* y las especies de *Palaeothentes* (estado 3, Figura d). Finalmente, pueden estar muy separados, como en *A. owenii*, *A. spegazzinii*, *T. pinturinus*, *T. rothi* y *T. simpsoni* (estado 4, Figura e). En este trabajo se considera que el metacónido en los abderítidos es homólogo a la cresta que delimita lingualmente la cuenca del talónido (figs. 10 C-G) y que en *Pitheculites* termina dorsalmente en una cúspide diferenciable. Se infiere que en *Abderites* y *Pitheculites* el paracónido está representado por el extremo anterior del molar, ubicado por encima del p3. Dada esta hipótesis de homología, los para-, proto- y metacónido se encuentran alineados (estado 5,

Figura f). El trigónido en toda su extensión está muy comprimido lateralmente, lo que produce que la superficie oclusal desarrolle un filo continuo dando lugar a una estructura en forma de hoja cortante. Esta última característica va acompañada de la presencia de costillas labiales y/o linguales en su mitad anterior. La presencia de costillas en el trigónido del m1 fue considerado un carácter independiente en Goin *et al.* (MS-a-, Car. 12). El estado 5 está presente en *Parabderites*, *Abderites* y *Pitheculites*. En el caso de *P. minusculus* las crestas labiales están apenas insinuadas.

La morfología del trigónido del m1 fue considerada por Marshall (1980, tabla 20, Car. 5i); a diferencia de este trabajo, este autor interpretó como ausente el metacónido del m1 en los Abderitidae. Bown y Fleagle (1993) incluyeron en su análisis varios caracteres relacionados con la morfología del trigónido del m1 y que aquí están contemplados en el carácter que se acaba de describir. Estos autores mencionaron la orientación muy oblicua de la paracrístida de la mayoría de los Palaeothentidae (Car. 20) en contraposición a una orientación más transversal de la paracrístida en *Hondathentes cazador* (Bown y Fleagle, 1993:52). Dada la formulación del carácter 14 de este trabajo, se considera que la orientación más o menos oblicua de la paracrístida está determinada por la mayor o menor proximidad del para- y metacónido; por lo tanto, se encuentra contenida en este carácter. Del mismo modo, la variación en el largo de la paracrístida (Bown y Fleagle, 1993, Car. 19 y 20) está relacionada con la disposición del para- y metacónido en el trigónido y, por lo tanto, contemplada entre los estados del carácter 14; por ejemplo, la gran separación del para- y metacónido entre los acdestinos (estado 4) genera paracrístidas más largas que en los paleoténtidos, en los que el para- y el metacónido están más próximos (estados 2 y 3). Otro carácter relacionado es la ubicación muy posterior del metacónido del m1 (Bown y Fleagle 1993, Car. 24) en *C. chubutensis*, pero en este trabajo se consideró que en esta especie el metacónido está igualmente retrasado que en el resto de los paleoténtidos. El largo de la paracrístida fue incluido también como carácter por Marshall *et al* (1990, Nod. 33); una paracrístida larga (preprotocrístida del m2 según su sistema de homologías y nomenclatura dentaria) fue considerada una sinapomorfía de Palaeothentidae más Abderitidae mientras que el gran largo del trigónido del m2 (m1 de este estudio) y su modificación en hoja cortante, una autapomorfía de Abderitidae.



**15- Muesca de la paracrístida del m1:** presente (0), ausente (1). En este análisis se sigue el tratamiento del carácter dado por Goin *et al.* (MS-a-, Car.11). La muesca de la paracrístida, en la unión de las

postparacristida y preprotocristida, está presente en *A. clemensi*, *P. andinus* y *R. capricornicus*. En *P. bicrispatus* está presente aunque es muy poco profunda; en el resto de los taxones la paracristida forma una hoja continua entre el protocónido y el paracónido. En *Abderites* y *Pitheculites* el carácter es no comparable.

**16- Tamaño del paracónido del m1:** reducido (0), muy reducido (1), moderadamente desarrollado (2). Aquí se considera que el paracónido está reducido cuando es de menor tamaño que el metacónido, si bien es una cúspide claramente diferenciable respecto de la postparacristida (estado 0). El paracónido es muy reducido cuando prácticamente no se lo diferencia como cúspide respecto de la postparacristida (y de la cresta anterior del trigónido del m1 en el caso de los Palaeothentidae) y su tamaño es mucho menor que el del metacónido (estado 1). El paracónido es moderadamente desarrollado cuando es una cúspide diferenciable respecto de la postracristida y su tamaño es subigual o ligeramente menor al del metacónido (estado 2). En los “Caenolestidae”, *A. owenii*, *A. spegazzinii*, *T. pinturinus*, *T. rothi* y *T. simpsoni* el paracónido se encuentra muy reducido, está poco diferenciado respecto de la postparacristida y, en el caso de los acdestinos, prácticamente no se lo puede diferenciar de la cresta anterior del trigónido. En la mayoría de los paleoténtidos (*P. pascuali*, *P. minutus*, *P. intermedius*, *P. migueli*, *P. aratae*, *P. marshalli*, *P. lemoinei*, *P. primus*) el paracónido es reducido. En *P. boliviensis*, *P. lucina*, *P. antiqua* y *C. chubutensis* el paracónido es subigual en tamaño al metacónido, conformando así una cúspide robusta en la esquina anterolingual del molar. En *Parabderites* el paracónido está muy reducido y en *Abderites* y *Pitheculites* el carácter es no comparable.

La menor altura del metacónido respecto del paracónido fue considerada por Ortiz Jaureguizar (1997, Car.8), como una sinapomorfia para *P? halleuxi* + *P. tripotamicus*. En este estudio no se verificó tal diferencia de alturas, por lo que ese carácter no fue incluido en el análisis.

**17- Diferencia de altura entre el paracónido y el protocónido del m1:** paracónido más bajo que el protocónido (0), paracónido de igual altura que el protocónido (1). El paracónido es más bajo que el protocónido en *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. albiventris*, *R. capricornicus*, *Cae. sp.*, todos los “Caenolestidae” y la mayoría de los Palaeothentidae. Entre estos últimos, la diferencia de altura entre el paracónido y el protocónido es difícil de evaluar en la superficie oclusal de los dientes desgastados. Debido a esto, se consideró como parámetro no sólo la diferencia de altura en la superficie oclusal sino también la diferencia de altura de las cúspides en vista labial, considerando la altura de las cúspides desde la base de la corona. Entre los paleoténtidos el paracónido en la superficie oclusal es algo más bajo que el protocónido, por lo que en los dientes sin desgaste la paracristida es descendente desde el protocónido al paracónido. En vista labial, la altura desde la base de la corona hasta la cúspide del paracónido es también menor que la del protocónido. En *A. owenii*, *A. spegazzinii*, *T. pinturinus*, *T. rothi* y *T. simpsoni*, tanto en vista labial como en la superficie oclusal, el paracónido es de igual altura que el protocónido, por lo que la

paracrística se orienta en forma subhorizontal. Entre los abderítidos, *Parabderites* presenta el estado 0 mientras que en *Abderites* y *Pitheculites* es no comparable.

Este carácter fue considerado previamente por Bown y Fleagle (1993, Car.14). Los autores propusieron este rasgo para diferenciar a los Palaeothentinae de los Adestinae.

**18- Cresta anterior del trigónido del m1:** ausente (0) presente (1). La cresta anterior del trigónido del m1 es una estructura más o menos comprimida labiolingualmente, que surge inmediatamente por detrás del paracónido desde la paracrística --o algo por debajo de ésta-- y se extiende hacia adelante (figs. 8 A-B y 10, G ). En los m1 no desgastados de algunos paleoténtidos (*e.g.*, en el tipo de *P. minutus*), así como también en *P. lucina* (AC 3110), se puede apreciar que esta cresta se extiende por la cara anterolabial del trigónido hacia la paracrística, aunque sin contactarla. En cuanto a la homología de esta estructura en otros Paucituberculata, podría corresponder al extremo distal del cingulo anterobasal, el cual caracteriza al m1 de especies más plesiomorfas como aquellas referibles a “Caenolestidae”.

Siguiendo a Marshall (1980: 104), Bown y Fleagle (1993) consideraron que el paracónido del m1 se encuentra bifurcado, motivo por el cual establecieron los caracteres: paracónido levemente bifurcado (Car. 15), paracónido profundamente bifurcado (Car. 16), paracónido muy profundamente bifurcado (Car. 17). En este estudio se interpreta la “bifurcación del paracónido” como la separación entre el paracónido y la cresta anterior del trigónido del m1 y se han considerado la morfología del paracónido y de la cresta anterior como caracteres independientes. Dependiendo de varios aspectos, entre ellos el tamaño del paracónido y el desarrollo de la cresta anterior, se genera un valle más o menos marcado. Por ejemplo, en los adestinos la ausencia de un valle se debe al muy pequeño tamaño del paracónido. La escasa profundidad del valle en *C. chubutensis* se debe al tamaño moderado de la cresta anterior y al gran tamaño del paracónido, el cual tiene su cara anterior redondeada, lo que hace que el valle sea menos marcado. En *P. marshalli*, por el contrario, la separación es más profunda debido al gran tamaño de la cresta anterior y el tamaño relativamente reducido del paracónido. En síntesis, la bifurcación del paracónido no es un carácter independiente sino el producto de la variación de los otros dos rasgos antes mencionados: desarrollo del paracónido y de la cresta anterior. De este modo y para evitar la redundancia de caracteres se optó por no incluir como carácter la amplitud del valle que separa ambas estructuras.

**19- Morfología de la cresta anterior del trigónido del m1:** robusta (0), moderadamente desarrollada (1), reducida (2). La cresta anterior del trigónido del m1 es ancha y larga (estado 0) en *P. boliviensis*, *P. lucina*, *P. antiqua* y *P. marshalli*. En *Adestis*, *Carlothentes* y el resto de las especies de *Palaeothentes* es comprimida y corta (estado 1). El estado 2 está presente en *Parabderites*, donde la cresta anterior del m1 está, al igual que todo el trigónido, bien comprimida lateralmente; esta cresta se adosa labialmente al paracónido y no se extiende muy anteriormente, constituyendo así una delicada cresta que recorre el ángulo anterolabial del trigónido (fig. 10 G). La morfología de la cresta anterior fue considerada inaplicable en todas las especies donde esta estructura está ausente.

**20- Muesca de la protocristida en el m1:** moderadamente desarrollada (0), profunda (1), pobremente desarrollada (2). El tratamiento del carácter sigue a Goin *et al.* (MS-a-, protocristida = metacristida de estos autores, Car.13) excepto que se consideró un estado más: la condición “profunda” (estado 1). La muesca de la protocristida, formada en la unión de la postprotocristida con la postmetacristida, presenta el estado 0 en *A. clemensi*, *P. andinus* y *D. albiventris*. La muesca es profunda en *P. riggsi*, *P. centinelus*, *P?. halleuxi*, *Ph.? A.*, *Ph.? B* y *Ph. gracilis*, en los que la postprotocrista y la postmetacrista alcanzan prácticamente la base de la cuenca del talónido (estado 1). En el resto de los taxones incluidos en el análisis, la muesca de la protocristida en el m1 está pobremente desarrollada (estado 2). En los Abderitidae el carácter es inaplicable debido a la ausencia de protocristida: el metacónido está adosado al extremo posterior del protocónido y ambas cúspides están comprimidas lateralmente, por lo que no se desarrolla una protocristida entre estas cúspides.

**21- Ancho transversal de la protocristida del m1:** ancha (0), relativamente estrecha (1), muy estrecha (2). En el patrón molar de los marsupiales generalizados la protocristida es ancha, coincidiendo su largo (la extensión desde metacónido al protocónido) aproximadamente con el ancho máximo del molar (estado 0). Esta condición está presente en *P. andinus*, *A. clemensi*, *D. albiventris*, *A. owenii*, *A. spegazzinii* y los “Caenolestidae”. Como lo señalaron Bown y Fleagle (1993: 31) la protocristida es muy estrecha en *P. boliviensis* y *P. lucina*. En estas especies el metacónido y el protocónido están más próximos en sentido labio-lingual que en las restantes especies de paleoténtidos. En los restantes paleoténtidos la protocristida es relativamente estrecha, dado que el protocónido y metacónido se encuentran más separados en sentido labio-lingual que en *P. boliviensis* y *P. lucina*; no obstante, no alcanzan el ancho descrito para el estado 0. Al igual que en el caso anterior, este carácter es inaplicable en los Abderitidae.

Bown y Fleagle (1993) mencionaron varios caracteres (Car. 10-13 y 50) relacionados con la orientación de la protocristida y la forma en que ésta se relaciona con el metacónido. De acuerdo a la posición más o menos oblicua de la protocristida, su unión (o no) con el metacónido y la presencia (o no) de metacónidos gemelos, reconocieron distintos diseños de trigónidos a los que denominaron “trigónidos de tipo 1, 2, 3 y 4”. El trigónido de tipo 1 fue caracterizado por presentar una protocristida transversal y un metacónido con una “punta” (*spur*) dirigida hacia delante contactando a la protocristida; dicha “punta” es considerada en este trabajo parte de la propia protocristida, i. e., un segmento de ésta que está en contacto con el metacono y dirigido en sentido anteroposterior. El trigónido de tipo 2 fue descrito como aquel en el cual la protocristida es oblicua y carece de las características de los restantes tipos. El trigónido de tipo 3 fue caracterizado por presentar una protocristida bien oblicua y una fisura separando al metacónido de la protocristida. El trigónido de tipo 4 muestra una protocristida transversal y un metacónido “gemelo”. El trigónido de tipo 4 fue mencionado para *C. chubutensis*, *P. lucina* y *A. bonapartei* entre otras especies; en ninguna de ellas se observó una cúspide accesoria entre el metacónido y el protocónido que pueda ser interpretada como “metacónido gemelo”. En ejemplares de algunas

especies (e.g., *C. chubutensis*) se observó un abultamiento labial en el extremo proximal de la protocristida (i.e., en contacto con el metacónido); sin embargo, éste no alcanza a constituir una neocúspide. En particular, el carácter 50 fue definido de tal manera que implicara a los caracteres 10 a 13. El carácter 50 fue entonces considerado por estos autores una sinapomorfia de los Palaeothentidae, estando los caracteres 10 a 13 distribuidos entre los distintos clados internos. En este estudio se observó que la protocristida siempre está unida al metacónido; la única excepción a la morfología general de esta unión está presente en *T. rothi*; en esta especie la protocristida, si bien está unida al metacónido, presenta una muesca distal entre el metacónido y la protocristida que puede ser interpretada como ausencia de unión. Debido a que esta morfología particular está sólo presente en esta especie y, por lo tanto, constituye un rasgo autapomórfico, el mismo no fue incluido en el análisis.

**22- Extremo distal de la crístida oblicua en el m1:** dirigido hacia el protocónido (0), dirigido hacia la muesca o punto intermedio entre el protocónido y metacónido (1), en contacto con el metacónido (2). El carácter fue tomado de Goin *et al.* (MS-a-, Car. 14). La crístida oblicua puede terminar anteriormente en la base del protocónido (estado 0), como es el caso de los “Caenolestidae”, *D. albivetrus*, *P. andinus* y *Cae. sp.* Otras veces termina en un punto intermedio entre el protocónido y metacónido (estado 1), como ocurre en *A. clemensi* y *R. capricornicus*; finalmente, puede unirse con el metacónido formando una fuerte cresta oblicua al eje dentario, como sucede en todos los paleoténtidos, *P. minimus*, *Abderites* y en algunos individuos de *P. bicrispatus* (estado 2). En *P. bicrispatus*, si bien existe variación en la extensión distal de la crístida oblicua, varios ejemplares muestran su unión al metacónido. En *P. minusculus* no se pudo establecer el estado debido a que el extremo distal de la crístida oblicua está desgastado, aunque es probable que haya estado en contacto con el metacónido, como ocurre con la otra especie del género. En *P. chenche* el desgaste de la región posterior del m1 impidió determinar el estado del carácter. En *P. minusculus* y *P. chenche* el estado de carácter fue considerado no comparable.

En el caso de *P? fraileyi*, donde el m1 es conocido solamente por un par de trigónidos, se pudo establecer el estado del carácter (0) debido a que no existen vestigios de crístida oblicua en contacto con el metacónido ni por debajo de la protocristida.

**23- Posición del metacónido respecto del protocónido en los m2-3:** no adelantado en los m2-3 (0), adelantado en los m2-3 (1), no adelantado en el m2 y adelantado en el m3 (2). El metacónido de los m2-3 no está adelantado respecto del protocónido cuando ambas cúspides se aparean a lo largo de un eje perpendicular al eje anteroposterior del molar (estado 0). Esta disposición está presente en *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. albiventrus*, *D. singularis*, *Stilotherium*, *C. miocenicus* y los cenolestidos actuales. En *P. tripotamicus*, *G. aktites*, *Q. almagaucha*, *P. riggsi*, *P. centinelus*, *P? halleuxi*, *Ph.? A.*, *Ph.? B.*, *Ph. gracilis*, *P. cardichi*, *P. minusculus*, *Abderites* y *Pitheculites*, el metacónido está adelantado respecto del protocónido en ambos molares (estado 1). En los restantes taxones, el metacónido no está adelantado en



el m2 y sí lo está en el m3 (estado 2). El adelantamiento del metacónido respecto del protocónido fue considerado previamente por Goin *et al.* (MS-a-, Car. 23), aunque sólo para el m3.

**24- Paracónido del m2:** presente (0), ausente (1). Aunque con con distinto grado de desarrollo (ver carácter 25), el paracónido está presente en la gran mayoría de las especies estudiadas. Su ausencia se verificó en *Palaeothentes*, *Carlothentes*, *A. bonapartei* *Acelestis*, *T. simpson* y *A. meridionalis*.

Marshall (1980, Tabla 20 Car. 5j) y Marshall *et al.* (1990) incluyeron en sus análisis el carácter presencia/ausencia de paracónido en los m2-3 (m3-4 del sistema de homologías en Marshall *et al.*, 1990, Nod. 33). Según estos autores, los Palaeothentidae + Abderitidae se caracterizan por la ausencia de paracónido en esos molares. Para Bown y Fleagle (1993, Car. 30) el paracónido está ausente en todos los Palaeothentidae excepto en *Acelestoides praecursor*, *T. rothi*, *C. chubutensis* y *P. lucina*. Aquí se consideró que en *C. chubutensis* no puede precisarse si dicha cúspide estuvo presente en el m2 debido al grado de deterioro de la esquina anterolingual del trigónido; por lo tanto, el carácter fue tomado como no comparable. Entre los Abderitidae *P. bicrispatus*, *A. crispus* y *P. minimus* pudo estudiarse muchos ejemplares recientemente exhumados en excelente estado de preservación, lo cual permitió reconocer la presencia de paracónido en los m2 y, en algunos casos, también en el m3.

**25- Relación de tamaño entre el para- y el metacónido en el m2:** paracónido menor que metacónido (0), paracónido subigual al metacónido (1), paracónido muy reducido con relación al metacónido (2). El paracónido puede estar reducido en relación al metacónido pero aún conservar un tamaño importante en relación al trigónido como un todo (estado 0). Esta relación de tamaños está presente en el m2 de *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. singularis*, *P. tripotamicus*, *G. aktites*, *C. fuliginosus*, *R. raphanurus*, *L. inca*, *C. miocenicus*, *Q. almagaucha*, *Ph.?* B, *Ph. gracilis* y *Ph.?* A. Una mayor reducción, generando paracónidos casi vestigiales (estado 2), ocurre en *S. mahaynaq*, *Perulestes* y en todos los paleoténtidos y abderítidos que han preservado esta estructura. En *D. albiventris* *S. dissimile*, *S. parvum* y *Pichipilus* ambas cúspides son subiguales (estado 1). En todas las especies donde el paracónido está ausente, este carácter fue considerado inaplicable.

**26- Posiciones relativas entre el para- y el metacónido de los m2-3:** para- y metacónido separados (0), próximos (1), coalescentes (2). Aquí se considera que el para- y el metacónido están separados cuando se forma un valle amplio entre las caras posterior del paracónido y anterior del metacónido (estado 0). Este estado está presente en *A. clemensi*, *D. albiventris*, *P. andinus*, *D. singularis*, *Cae. sp.*, *Stilotherium* y *R. raphanurus*. El para- y el metacónido están próximos cuando existe entre ellos un valle estrecho y poco profundo (estado 1) como sucede en el m2 de *C. fuliginosus*, *L. inca*, *P. tripotamicus*, *C. miocenicus*, *G. aktites*, *Ph. gracilis*, *Ph.?* A., *Ph.?* B, *S. mahaynaq*, *Perulestes*, y en todos los abderítidos y paleoténtidos (excepto *P. lucina*) que conservan el paracónido. Finalmente, la coalescencia entre el para- y el

metacónido ocurre por la fusión de las caras posterior del paracónido y anterior del metacónido en toda su extensión. Este estado está presente en *Pichipilus* y en *P. lucina*.

Marshall (1980:40) denominó “cúspide bífida” de los Pichipilini a lo que posteriormente fue interpretado como el producto de la gran proximidad o coalescencia del paracónido y metacónido (Goin et al., 1994; Ortiz Jaureguizar, 1997). Según Marshall (1980) la posición adelantada de esta cúspide lingual, en relación a la labial (protocónido), era un carácter compartido sólo por *Pliolestes* y *Pichipilus* entre los Pichipilini.

Ortiz Jaureguizar (1997, Car.13) incluyó consideró el grado de coalescencia entre el paracónido y el metacónido en los m2-3, codificando el carácter en *Pichipilus* y *Phonocdromus* como muy coalescentes y poco coalescentes en *Pliolestes*; a diferencia de ese estudio, aquí se consideró que *Pichipilus* y *Phonocdromus* no presentan el mismo grado de proximidad entre el para- y el metacónido.

Al igual que con el carácter anterior, en los casos en las especies en las que el paracónido está ausente el carácter fue considerado inaplicable.

**27- Orientación de la postparacrístida del m2:** oblicua en sentido anterolingual-posterolabial (0), perpendicular (1), oblicua en sentido anterolabial-posterolingual (2). En las especies de marsupiales generalizados (e. g., *A. clemensi*), la postparacrístida y la preprotocrístida se orientan de manera oblicua en sentido anterolingual a posterolabial (estado 0). En los cenoléstidos actuales, *Cae. sp. C. miocenicus*, *Stilotherium*, *G. aktites*, *P. tripotamicus*, *Q. almagaucha*, *Ph.? B*, *Ph. gracilis*, *Ph.? A*, *S. mahaynaq*, *Perulestes*, *P. boliviensis*, *Pilchenia* y los Abderitidae, la postparacrístida se orienta de manera perpendicular el eje anteroposterior del molar, de modo que forma un ángulo casi recto con la preprotocrístida (estado 1). En los restantes taxones la postparacrístida se orienta en sentido anterolabial-posterolingual, de modo que forma un ángulo agudo con la preprotocrístida (estado 2).

**28- Cúspide anterolabial del trigónido de los m2-3:** ausente (0), presente (1). La cúspide anterolabial del trigónido es una neocúspide desarrollada en la unión de la postparacrístida y preprotocrístida. Esta neocúspide está presente en todos los Abderitidae, se ubica por delante del protocónido y es de tamaño intermedio entre el paracónido y el protocónido.

**29- Muesca de la protocrístida en el m2:** profunda (0), poco desarrollada (1). Este carácter fue tomado de Goin et al. (MS-a-, protocrístida = metacrístida de esos autores, Car. 29). La muesca de la protocrístida está poco desarrollada en los cenoléstidos actuales y en los Abderitidae. En el resto de los taxones, en cambio, se forma una muesca notoria en la unión de la postprotocrístida y postmetacrístida (estado 0). El carácter es considerado no comparable en *D. lacustris* (cuyos molares inferiores son conocidos solamente por un talónido) y en *Q. almagaucha*, donde el importante desgaste de la protocrístida no permite evaluar su profundidad original.

Bown y Fleagle (1993) mencionaron dos caracteres en relación con la protocristida del m2 de *T. rothi*: protocristida muy reducida a ausente, con las cuencas del trigónido y del talónido confluyentes (Car. 34) y protocristida orientada en sentido anterolingual a posterolabial (Car. 33). A partir del estudio de los materiales referidos a esta especie se concluyó aquí que no existen diferencias significativas en la morfología de dicha cristida y aquella de los restantes Palaeothentidae, por lo que se la codificó con el estado 0.

**30- Cresta posterior del metacónido:** ausente (0), presente (1). La cresta posterior al metacónido se desarrolla lingualmente en la cara posterior del metacónido. Está presente en *Pichipilus*, *Phonocdromus*, *Ph.?* B, *Q. almagaucha* y en los abderítidos y paleoténtidos excepto *A. bonapartei*, *A. owenii*, *A. spegazzinii* y *T. rothi*. El desarrollo de esta cresta varía entre los distintos taxones, e incluso a lo largo de la serie molar. Esta estructura fue señalada por Marshall (1980: 40 y tabla 20, Car. 5m) como “cúspula posterior al metacónido”, un carácter diagnóstico de los Pichipilini. También fue incluida por Ortiz Jaureguizar en su análisis de los pichipilinos (1997, Car. 12) diferenciando tres estados: ausente, poco desarrollada y muy desarrollada. Como resultado del análisis filogenético realizado por Goin *et al.*, (MS-a-, Car. 21), este carácter resultó una sinapomorfía que soporta la monofilia de un clado conteniendo a los Pichipilidae como grupo hermano de los Palaeothentidae + Abderitidae.

**31- Cresta posterior del protocónido:** ausente (0), presente (1). Esta estructura consiste en una cresta que se desarrolla en el margen posterior y labial del protocónido y se une a la cristida oblicua formando en muchos casos una muesca. Está presente en *Phonocdromus*, *Ph.?* B, *Q. almagaucha*, *P. riggsi*, *P. halleuxi* y en los Abderitidae. En *P. centinelus* y *P. osborni* el estado fue considerado no comparable debido al grado de desgaste presente en el área posterior al protocónido. Este carácter fue primero descrito para *P. cardichi* y *P.?* *fraileyi* por Goin y Candela (2004) e incluido en el análisis filogenético de Goin *et al.* (MS-a-, Car. 30).

**32- Forma de las coronas de los molares inferiores:** escasa diferencia en ancho entre la base de la corona y las cúspides (0), coronas basalmente anchas (1). Las coronas anchas en la base son características de los molares con forma globosa. Por el contrario, la escasa diferencia en ancho entre las cúspides y la base de la corona están asociadas a molares más gráciles. Coronas anchas basalmente están presentes en *Pliolestes*, *P. osborni*, *P. centinelus*, *S. mahaynaq*, en los abderítidos y en la gran mayoría de los paleoténtidos.

**33- Cíngulos anterobasales de los m2-3:** cortos en los m2-3 (0), largos en los m2-3 (1), corto en el m2 y largo en el m3 (2), largo en el m2 y corto en el m3 (3), vestigiales (4). Los cíngulos anterobasales de los m2-3 son considerados cortos cuando no superan posteriormente al protocónido (estado 0, presente en *A. clemensi*, *D. albiventris*, *P. andinus*, *D. singularis*, *G. aktites*, *P. venetus*, *Q. almagaucha*, *P. cardichi*, *P.*

*centinelus* y *P. osborni*). Largos, cuando se extienden posteriormente hasta el hipocónido (estado 1, presente en *Stilotherium*, *C. fuliginosus*, *R. raphanurus*, *L. inca*, *C. miocenicus*, *Ph.?* B y *Ph. gracilis*). El estado 2 está presente sólo en *P. riggsi* y el estado 3 en *Ph.?* A. Los cíngulos anterobasales vestigiales (estado 4) están presentes en *S. mahaynaq*, *Palaeothentes*, *Acdestis*, *T. simpsoni*, *T. rothi*, *Abderites*, *Parabderites* y *Pitheculites*; en estos taxones el cíngulo está representado por una pequeña cresta labial que surge de la esquina anterolingual el trigónido. Marshall (1980) consideró que los cíngulos anterobasales de *Pliolestes* y *Pichipilus* eran largos y amplios y en *Phonocdromus* estrechos y más alargados anteroposteriormente. El largo de los cíngulos anterobasales fue incluido como carácter en el análisis de Ortiz Jaureguizar (1997, Car. 10). El ancho del cíngulo fue considerado por Marshall (1980) en las diagnós de las especies de Pichipilini e incluido en el análisis filogenético de los Pichipilidae por Ortiz Jaureguizar (1997, Car. 2). El desarrollo de los cíngulos fue considerado también por Goin *et al.* (MS-a-, Car. 24).

**34- Cresta de la cara anterior de los m2-3:** ausente (0), presente (1). Esta cresta vertical se desarrolla en la cara anterior de los m2-3, desde la unión entre la postparacristida y la preprotocrístida hasta el cíngulo anterobasal. Esta estructura fue señalada por Marshall (1980) como un rasgo diagnóstico de *P. tripotamicus* e incluido en el análisis de Ortiz Jaureguizar (1997, Car. 3); el mismo fue codificado como presente solamente en *P. tripotamicus*. En este estudio se ha verificado también su presencia en *P. riggsi*.

**35- Forma y tamaño del hipocónido en los m2-3:** poco desarrollado y saliente, no comprimido anteroposteriormente (0), muy desarrollado, saliente y no comprimido en sentido anteroposterior (1), poco desarrollado y saliente, comprimido anteroposteriormente (2). El hipocónido puede ser poco desarrollado y saliente, no superando al protocónido labialmente (estado 0, presente en *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. singularis*, paleoténtidos y abderítidos, excepto *Pitheculites*), muy desarrollado y saliente superando labialmente al protocónido (*R. capricornicus*, *Cae. sp.*, *D. lacustris*, los "Caenolestidae", *S. mahaynaq* y *Perulestes*) o pequeño y comprimido anteroposteriormente (estado 2, presente en *Pitheculites*). Este carácter fue incluido previamente en el análisis de Goin *et al.* (MS, Car. 15); en este trabajo se incluyó un estado adicional (2) para describir la morfología presente en *Pitheculites*.

**36- Forma del entocónido:** no comprimido lateralmente (0), comprimido lateralmente (1). Este carácter fue tomado de Goin *et al.* (MS-a-, Car. 18). La compresión labiolingual del entocónido (estado 1) es una característica presente en todos los Paucituberculata. Varios caracteres que contemplan algún aspecto de la morfología de esta cúspide fueron mencionados en estudios previos. Bown y Fleagle (1993) consideraron una serie de caracteres que expresan la variabilidad en la cualidad cortante de las cúspides de los molares en general (Car. 42, 43, 44 y 45) y del entocónido en particular (Car. 29). Según estos autores, la naturaleza más o menos cortante estaría relacionada, en el caso de los entocónidos, con su forma más o menos cuspidiforme (Bown y Fleagle, 1993: 20). Sin embargo, en este estudio no se verificó

dicha distribución de la variabilidad, siendo la única excepción la forma más aguda de las cúspides en *P. minimus* y *P. pascuali*. En estas especies se observa una mayor altura proporcional de todas las cúspides en comparación con los restantes representantes del género. En el caso de *T. rothi*, donde se señaló la presencia de entocónidos poco cortantes, esta condición estaría vinculada con el escaso desarrollo de la entocrístida. Otro carácter mencionado en relación a esta cúspide es la presencia, en *P. lucina*, de un entocónido gemelo (Bown y Fleagle 1993, Car. 32). Sin embargo, lo que fue interpretado como entocónido gemelo es considerado aquí el entocónido más la entocrístida (véase el capítulo VI, 1.3.4.a). Ortiz Jaureguizar (1997, Car. 4) incluyó el tamaño del entocónido y codificó dos estados: bien desarrollado y poco desarrollado.

El entocónido es una estructura prominente en relación al tamaño total del molar, en todos los Paucituberculata. El desarrollo de una postentocrístida (carácter 37) en *Pichipilus*, *Phonocdromus*, *Ph.?* B, *Q. almagacha*, *S. mahaynaq*, *Perulestes*, los paleoténtidos y los abderítidos hace que esta cúspide parezca más grande que en los cenoléstidos que carecen de ella. En este trabajo la forma del entocónido, en términos de su compresión labiolingual, y la presencia o ausencia de postentocrístida fueron tratados como caracteres independientes.

**37- Postentocrístida de los m1-3:** ausente (0), presente (1). La postentocrístida se origina en el extremo posterior del entocónido y se extiende hacia atrás y luego labialmente. El extremo distal de esta crístida puede dirigirse hacia la cuenca del talónido (*Pichipilus*, *Phonocdromus*, *Ph. B*, *Q. almagacha*, *Sasawatsu*, *Perulestes*, *P. antiqua*, *P. intermedia* y *P. boliviensis*) o unirse en distinto grado a la postcrístida formando en algunos casos una cresta continua en el margen posterior del talónido (*Abderitidae*, *Acestis*, *T. simpsoni*, *A. bonapartei*, *C. chubutensis* y *Palaeothentes*). En el resto de los taxones incluidos en el análisis esta cresta está ausente.

En la descripción original de *S. mahaynaq*, Goin y Candela (2003) señalaron la presencia de dos surcos en la cara interna del entocónido. En este estudio se considera que el surco posterior del entocónido es el límite entre la postentocrístida y el entocónido, mientras que el surco anterior es el límite entre entocónido y la entocrístida. La presencia/ausencia de postentocrístida fue incluida en un análisis previo por Goin *et al.* (MS-a-, Car. 31), aunque allí se consideró que esta estructura está ausente en los *Palaeothentidae* y *Abderitidae*. Los resultados de la presente revisión indican que la postentocrístida está presente en esos taxones y, como se señaló más arriba, la misma se relaciona de distintas maneras con la postcrístida. La homología de la postentocrístida es difícil de establecer en *P. bicrispatus*, por lo que el carácter se consideró no comparable para esta especie.

**38- Forma de la entocrístida de los m2-3:** paralela al eje del molar en los m2-3 (0), cóncava lingualmente en los m2-3 (1), cóncava labialmente en los m2-3 (2), cóncava labialmente en el m2, recta y paralela al eje del molar en el m3 (3). Este carácter fue reformulado, a partir de la propuesta de Goin *et al.* (MS-a-, Car. 19), de manera de expresar la variabilidad observada en la morfología de la entocrístida

entre los Paucituberculata. Entocrístidas paralelas al eje anteroposterior en los m2-3 (estado 0) están presentes en las especies generalizadas (e. g., *A. clemensi* y *D. albiventris*) así como en los Abderitidae, *S. mahaynaq*, *P. cardichi*, *P. antiqua*, *P. intermedia*, *T. rothi* y *C. chubutensis*. En los cenoléstidos actuales, *Stilotherium* y *G. aktites*, la entocrístida de los m2-3 presenta un segmento proximal dirigido hacia la cuenca del talónido, y uno distal orientado en sentido contrario por lo que su forma es curva con la concavidad orientada lingualmente (estado 1). En *C. miocenicus* se preservó la entocrístida sólo en su extremo proximal por lo que no se pudo evaluar el estado del carácter. En *Pichipilus*, *Phonocdromus*, *Ph.? B*, *Q. almagaucha* y la mayoría de los Palaeothentidae, las entocrístidas de los m2-3 están curvadas hacia la cuenca del talónido, por lo que la concavidad es labial (estado 2). En *Acdestis*, *T. simpsoni* y *P. primus* la entocrístida del m2 es ligeramente cóncava labialmente en el m2 y recta y paralela al eje del molar en el m3 (estado 3). En *P. boliviensis*, *P. lucina* y *P. minusculus* el estado de preservación del área posterolingual de los m2-3 no permitió evaluar el carácter.

La curvatura de la entocrístida de los m2-3 en los cenoléstidos actuales, *G. aktites* y *Stilotherium* produce un estrechamiento anterior de la cuenca del talónido. La estrechez de la cuenca del talónido fue considerada diagnóstica de los Caenolestini por Marshall (1980, Car. 5m) e incluida por Ortiz Jaureguizar (1997, Car.7) en su análisis filogenético de los Pichipilinae. Marshall *et al.* (1990) también incluyeron como carácter la profundidad de la cuenca de los talónido considerándola poco profunda en Palaeothentidae + Abderitidae. En este estudio se interpretó que la morfología de la cuenca del talónido queda expresada por la forma de la entocrístida en combinación con la altura de la crístida oblicua (véase el carácter 39), dos caracteres que fueron aquí tratados independientemente.

Entre los caracteres que fueron incluidos en el análisis de Bown y Fleagle (1993) y que están relacionados con la morfología de la entocrístida se cuentan: m1 con un muro anterior al entocónido (Car. 27), m1 con una muesca cerrada del entocónido (Car. 28), m1 y m2 con entocónidos cortantes (Car. 29), m2 con muesca cerrada del entocónido (Car. 31), m2 y m3 con constricción “vespiforme” a la altura de la crístida oblicua y muesca de la entocrístida (Car. 35). En este trabajo se interpretó que la estructura mencionada por estos autores como un muro anterior al entocónido del m1 y figurado por Rae *et al.* (1996, fig. b), constituye la entocrístida del m1. Bajo esta interpretación, este carácter no sería un rasgo propio de *P. primus*, *P. aratae* y *T. simpsoni* (Rae *et al.*, 1996: 7), sino uno presente en todas las especies incluidas en el análisis. En cuanto a los caracteres segundo y cuarto, se interpretó que lo que los autores mencionaron como muesca de la entocrístida es aquí equivalente al estado 2 de este estudio (*i.e.* entocrístida cóncava labialmente) y la presencia de muesca cerrada de la entocrístida estaría entonces relacionada al contacto distal de la entocrístida con la pared posterior del metacónido (Bown y Fleagle 1993: 18). La muesca cerrada de la entocrístida fue mencionada para *Acdestoides praecursor* y *Hondathentes cazador*, los que aquí se discuten en la sección sistemática (capítulo VI). En síntesis, dependiendo de la orientación de la entocrístida y de su contacto posterior con el metacónido, la “muesca” puede tener el aspecto cerrado o abierto. En la mayoría de los Palaeothentidae estudiados (pero también en los pichipílidos y abderítidos) la entocrístida nunca contacta con la cresta posterior del

metacónido ni con el metacónido. Las únicas excepciones son *P. primus* y algunos ejemplares de *T. pinturinus*, en los que la entocrístida del m2 entra en contacto con el extremo más posterior de la cresta posterior del metacónido. El tercer carácter se refiere a la naturaleza cortante de los entocónidos de los m1-2, rasgo que sería propio de *P. lucina* (Bown y Fleagle, 1993: 47). Los entocónidos y entocrístidas en *P. lucina* están parcialmente preservados; no obstante, de la comparación de la partes confrontables entre esta especie y la totalidad de las especies de Palaeothentidae se desprende que no existen diferencias significativas en el largo de las entocrístidas (con excepción de *T. rothi*, en el que las entocrístidas son cortas) que impliquen una morfología más cortante. Finalmente, la combinación de la orientación de la crístida oblicua y de la entocrístida hace que los molares se vean más o menos “vespiformes”. En la mayoría de los paleoténtidos (e.g., *Palaeothentes*) el extremo anterior de la crístida oblicua contacta la muesca de la protocristida, y es por lo tanto más oblicua que en los acdestinos (e.g., *Acdestis*) donde esta crístida termina anteriormente en una posición más labial (carácter 43 de este estudio). Sumado a la morfología de la crístida oblicua, la entocrístida en la mayoría de los paleoténtidos es curva labialmente, lo cual, en combinación con la orientación oblicua de la crístida oblicua, hace que los molares presenten una constricción marcada entre el trigónido y el talónido. En los acdestinos, en cambio, la crístida oblicua es más paralela al eje anteroposterior del molar y la entocrístida es sólo ligeramente curva a recta labialmente, por lo que la constricción en esos molares es menos marcada. En este trabajo se han tratado ambas estructuras del talónido de manera independiente.

**39- Diferencia de altura distal entre la entocrístida y la crístida oblicua en el m1:** escasa o nula diferencia de altura (0), crístida oblicua más alta (1). La diferencia de altura entre el extremo distal de la entocrístida, en su contacto con la pared posterior del trigónido, y el extremo distal de la crístida oblicua, puede ser escaso a nulo (estado 0, presente en *P. andinus*, *D. albiventris*, *A. clemensi*, *D. singularis*, *S. dissimile*) o puede existir una gran diferencia de altura, siendo el extremo distal de la crístida oblicua mucho más alto que aquel de la entocrístida (estado 1, presente en *R. capricornicus*, los cenoléstidos actuales, *Pliolestes* y *G. aktites*). El carácter fue considerado inaplicable en aquellas especies en las cuales no existe un contacto entre el extremo distal de la entocrístida y la pared posterior del trigónido del m1. La altura distal de la entocrístida fue considerada en un análisis previo por Goin *et al.* (MS-a-, Car. 17).

**40- Diferencia de altura distal entre la entocrístida y la crístida oblicua en los m2-3:** crístida oblicua y entocrístida aproximadamente de igual altura (0), entocrístida distalmente más baja que la crístida oblicua (1). La entocrístida puede tener distalmente una altura aproximadamente igual a la de la crístida oblicua (*P. andinus*, *D. albiventris*, *A. clemensi*, *D. singularis*, y *S. dissimile*) o, por el contrario, una altura menor (cenoléstidos actuales y *Pliolestes*). La diferencia de altura es notoria en *C. fuliginosus*, *L. inca* y *R. raphanurus*, mientras que en *Pliolestes* es menos marcada. Al igual que en el carácter anterior se tuvo en cuenta la diferencia de altura entre el extremo distal de la entocrístida, que contacta posteriormente a la pared posterior del trigónido, y el extremo distal de la crístida oblicua, por lo que el

carácter fue considerado inaplicable en aquellos taxones que no presentan dicho contacto. Tanto en *S. parvum* como en *D. lacustris*, el carácter fue considerado no comparable debido a que el grado de desgaste de ambas crístidas no permite determinar su estado.

**41- Presencia de una plataforma lingual a la entocrístida en el m1:** ausente (0), presente (1). Este carácter fue primero señalado por Pascual y Herrera (1973) para *P. tripotamicus*, y descrito como "cíngulo interno bien desarrollado con una destacada plataforma con una fosétida entre éste y la ?entocrístida " (Pascual y Herrera 1973:38). La plataforma mencionada, presente en *C. fuliginosus*, *R. raphanurus*, *L. inca* y *P. tripotamicus*, se desarrolla lingualmente entre el metacónido y entocónido y la fosétida queda delimitada lingualmente por el borde lingual de la plataforma y labialmente por la entocrístida. La amplitud labiolingual de la fosétida varía entre los distintos taxones de acuerdo al grado en que el extremo distal de la entocrístida se ubica más o menos labialmente, esto es, menos desarrollada en *C. fuliginosus*, *L. inca* y *P. tripotamicus*, y amplia en *R. raphanurus*.

**42- Presencia de una plataforma lingual a la entocrístida en los m2-3:** ausente (0), presente (1). La morfología de esta plataforma es igual a la descrita en el carácter anterior para el m1. En los m2-3 se la encuentra en *C. fuliginosus*, *R. raphanurus*, *L. inca* y *C. miocenicus*. En *C. miocenicus*, no se puede determinar la amplitud labiolingual de la fosétida debido a que se desconoce el extremo distal de la entocrístida, pero la plataforma está claramente desarrollada entre el metacónido y el entocónido.

**43- Orientación de la crístida oblicua en el m2:** orientado hacia la muesca de la protocristida (0), hacia un punto labial a la muesca de la protocristida (1). En *A. clemensi*, *Palaeothentes* (excepto *P. primus*) y *P. antiqua*, la crístida oblicua muestra su extremo distal dirigido hacia la muesca de la protocristida, o se encuentra directamente en contacto con ella. En el resto de los taxones estudiados, el extremo distal de la crístida oblicua se ubica labialmente a la muesca. En las especies que presentan una cresta posterior al protocónido (pichipilinos, abderítidos, *S. mahaynaq*, *Perulestes*, *P. antiqua* y *P. intermedia*), la crístida oblicua termina en la base de dicha cresta y, por lo tanto, es labial a la muesca. En *D. singularis*, *P. andinus*, *D. lacustris*, *Stilotherium*, *G. aktites*, los cenoléstidos actuales, *P. primus*, *T. rothi*, *T. simpsoni* y *Acdestis*, el extremo de la crístida oblicua culmina en un punto labial a la muesca de la protocristida, en la cara posterior del protocónido. El carácter es inaplicable en *Pitheculites* debido a la particular morfología de esta crístida (véase el carácter 44). La orientación de la crístida oblicua está en relación a lo que Bown y Fleagle (1993: 35) denominaron "constricción vespiforme" (véase el carácter 38).

**44 - Forma de la crístida oblicua en los m2-3:** larga, con el borde oclusal agudo (0), corta, con el borde oclusal redondeado (1). La crístida oblicua en *Pitheculites* es sumamente corta y ancha; las laderas labial y lingual de la crístida no forman en la superficie oclusal un filo sino una superficie redondeada, por lo



que adquiere una forma de domo (estado 1). En el resto de los taxones las caras labial y lingual de esta crístida forman un filo agudo en la superficie oclusal del molar (estado 0).

**45- Posición del entocónido en relación al hipocónido en los m2-3:** entocónido no retrasado en relación al hipocónido (0), entocónido retrasado en relación al hipocónido (1). El entocónido puede ubicarse retrasado en relación al hipocónido (estado 1 presente en *C. miocenicus* y en los cenoléstidos actuales) o, por el contrario, puede ubicarse a la misma altura que el hipocónido a lo largo de un eje prácticamente perpendicular al anteroposterior de los molares (estado 0, presente en el resto de los taxones analizados). El grado más extremo de retrasamiento del entocónido se presenta en *R. raphanurus* y *C. miocenicus*. Este carácter fue tomado de Goin et al. (MS-a-, Car. 20).

**46- Morfología del hipoconúlido:** grande, no comprimido (0), moderadamente desarrollado, no comprimido (1), pequeño, fuertemente comprimido anteroposteriormente (2), moderadamente desarrollado, comprimido dorsoventralmente (3). En *A. clemensi*, el hipoconúlido es grande, subvertical y no se encuentra comprimido por lo que su aspecto es columnar (estado 0). En *P. andinus*, *D. albiventris*, *D. singularis*, *R. capricornicus*, los pichipilinos, *S. mahaynaq*, *Perulestes*, *P. antiqua*, *P. intermedia* y *P. boliviensis*, el entocónido está moderadamente desarrollado, es decir, es relativamente pequeño en comparación con el estado 0, pero se diferencia claramente de la postcrístida (estado 1). En los cenoléstidos actuales, *Stilotherium*, *C. miocenicus* y *G. aktites*, el hipoconúlido es muy pequeño, poco diferenciado de la postcrístida, y se encuentra comprimido anteroposteriormente (estado 2). En los restantes paleoténtidos y en los abderítidos el hipoconúlido, moderadamente desarrollado, se encuentra comprimido dorsoventralmente, formando una estructura en forma de cresta en la cara posterior de los molares. En las especies que presentan este tipo de hipoconúlido la postentocrístida se une a la postcrístida formando un filo continuo labiolingual (estado 3, véase figs. 8 A-B y 10 A-C, G). Este carácter fue reformulado a partir de la propuesta de Goin et al. (MS-a-, Car. 16), para contemplar la diversidad de formas que presentan los hipoconúlidos entre los Paucituberculata.

**47- Morfología del m4:** m4 birradiculado (0), m4 unirradiculado (1). El m4 puede ser unirradiculado (estado 0, presente en *Stilotherium*, *G. aktites*, los cenoléstidos actuales y *Pliolestes*) o birradiculado (estado 1, presente en el resto de los taxones). Los m4 unirradiculados, en comparación con los birradiculados, son de tamaño mucho menor en relación al m3 (véase Tabla 9.a.). Entre las especies con m4 unirradiculados, sin embargo, el grado de reducción del m4 también puede variar, estando sumamente reducido (en algunos casos con el talónido vestigial o ausente: *S. dissimile*, *S. parvum*, *G. aktites*), o menos reducido y con un talónido más diferenciado (*Pliolestes*, *C. fuliginosus*, *L. inca* y *R. raphanurus*). La reducción de tamaños M/m1-4 fue considerada por Marshall (1980) como una condición derivada para los Caenolestidae (=Paucituberculata). Ortiz Jaureguizar (1997, Car. 16) incluyó la relación de largos

m3/4 en su análisis de los Pichipilidae. En un análisis previo Goin *et al.* (MS-a-, Car. 25) consideraron el número de raíces conjuntamente con el tamaño relativo del m4 en relación al m3.

**48- Ancho del P3:** ancho uniforme (0), ensanchado en su mitad posterior (1), ensanchado en su porción media (2). El P3 se encuentra ensanchado en su mitad posterior en *Palaeothentes*, *P. lucina*, *P. antiqua* y en los abderítidos (estado 1); el P3 ensanchado en su porción media caracteriza a *A. owenii*, *A. spegazzinii* y *A. maddenii* (estado 2), mientras que en el resto de los taxones en los que se conocen sus P3, éstos presentan un ancho relativamente uniforme (i. e., no son más anchos en su porción media o posterior, estado 3). La morfología del P3 fue considerada por Marshall *et al.* (1990). Según estos autores, un P3 con una superficie posterolingual cortante constituye una autapomorfía de los Palaeothentidae.

**49- Tamaño del P3:** no hipertrofiado (0), hipertrofiado (1). La variación en tamaño del P3 entre los Paucituberculata fue discutida en el capítulo de Morfometría (capítulo IV, 3). Aquí se considera que el P3 es hipertrofiado cuando  $LP3/LM1 > 1.2$  y no hipertrofiado cuando  $LP3/LM1 < 1.2$ . El P3 es una estructura cortante en los Abderitidae y particularmente en *Abderites* y *Pitheculites* está notablemente agrandado. La mitad anterior se encuentra comprimida labiolingualmente, formando un filo agudo, mientras que en las caras labiales y linguales (*Abderites* y *Pitheculites*), o sólo en la lingual (*Parabderites bicrispatus*), existen crestas que lo recorren verticalmente. En el resto de los taxones estudiados el P3 varía de tamaño pero nunca alcanza el gran tamaño y la cualidad cortante del P3 de *Abderites* y *Pitheculites*. Los estados del carácter fueron reformulados a partir de los propuestos por Goin *et al.* (MS-a-, Car. 6). La forma sectorial del P3 fue considerada previamente por Marshall (1980, Tabla 20, Car. 5k). En su interpretación de las homologías dentarias del diente sectorial superior de los abderítidos, Marshall (1976, 1980) lo indicó como M1, en el caso de *Abderites* y *Pitheculites*, mientras que con dudas lo refirió al P3 en *Parabderites bicrispatus*. El estudio de ejemplares más completos que se han llevado a cabo en este trabajo permiten homologarlo, en esos taxones, al P3, mientras que, hasta el momento, no existen elementos dentarios comparables para *Parabderites minusculus*.

**50- Diferencia de altura entre la mitad posterior y anterior del P3:** extremos anterior y posterior de igual altura (0), extremo posterior más alto que el extremo anterior (1). Los extremos anterior y posterior del P3 son, en *P. andinus* y *D. albiventris*, de igual altura (estado 0). En los Paucituberculata, aunque este carácter es comparable en relativamente pocas especies, el extremo posterior del P3 es claramente más alto que el extremo anterior, de modo que la cresta posterior de la cúspide principal del premolar es más corta que la anterior (estado 1).

**51- Cíngulo lingual del P3:** presente (0), ausente (1). Un cíngulo lingual puede presentarse extendiéndose desde el extremo distal de la cresta posterior del P3 hacia delante, siguiendo la base de la corona o algo por encima de ésta. El cíngulo lingual está presente en todos los taxones estudiados excepto

en los abderítidos. En *P. andinus*, los cenoléstidos vivos y *S. dissimile* este cíngulo se extiende hacia delante, hasta el extremo anterior del premolar. En *D. albiventris* se interrumpe en la porción media del premolar, de modo que queda formado por dos secciones. En *P. centinelus* y en los paleotentoideos que han preservado el P3, se extiende sólo hasta la mitad del premolar.

**52- Cíngulo labial del P3:** presente (0), ausente (1). En *P. andinus*, *D. albiventris*, los cenoléstidos vivos, *S. dissimile* y *P. centinelus* existe un cíngulo labial, extendido a lo largo de la base de la corona, desde el extremo posterior de la cresta posterior del P3 hacia delante. En *P. andinus*, *D. albiventris*, *S. dissimile* y *P. centinelus* este cíngulo se extiende hasta la mitad del P3; por último, en los cenoléstidos vivos es más corto. En el resto de los taxones estudiados el cíngulo labial del P3 está ausente.

**53- Costillas labiales en el P3:** ausentes (0), presentes (1). El desarrollo de costillas labiales en la mitad anterior del P3 es un carácter que está presente en las especies de *Abderites* y en *P. minimus*. Estas costillas se extienden desde el borde oclusal del P3, donde rematan en cúspulas, hasta la base de la corona, siguiendo un recorrido paralelo al borde anterior del premolar. En *Abderites* existen tres costillas mientras que en *Pitheculites* sólo una.

**54- Crestas linguales en el P3:** ausentes (0), presentes (1). Las crestas linguales del P3 son semejantes a las que pueden ocurrir en la cara labial del P3, ya descritas en el carácter 53. En *P. lucina*, *P. antiqua* y *P. bicrispatus* existe solo una cresta lingual, dos en *P. minimus* y tres en las especies de *Abderites*. En el resto de los taxones estudiados estas costillas del P3 están ausentes.

**55- Paracónulo:** presente (0), ausente (1). El paracónulo está presente en *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. singularis*, *D. lacustris* y *Dracolestes*?. En el resto de las especies el paracónulo está ausente, de forma que la preprotocrista termina distalmente en la base del paracono, en el caso de estar presente, o de lo contrario en la porción anterolingual de la base de la StB.

**56- Expansión lingual del metacónulo en los M1-2:** no expandido lingualmente (0), expandido lingualmente, no alcanzando lingualmente al protocono (1). En la Introducción (capítulo I) se discutió sobre la homología de esta cúspide entre los Marsupialia. La presencia de un “hipocono” en los M1-3 fue considerada por Marshall (1980, Car. 5f) un carácter derivado de los Caenolestidae (= Paucituberculata). Marshall *et al.* (1990) consideraron que un “hipocono” cuspidado constituía un carácter derivado de Palaeothentidae + Abderitidae.

En este estudio, el carácter fue reformulado a partir de aquel propuesto por Goin *et al.* (MS-a, Car. 37). En su formulación original, se tuvo en cuenta no sólo el tamaño del metacónulo en relación al paracónulo, sino también el grado de expansión lingual respecto del protocono. Debido a que el

paracónulo está ausente en todos los Paucituberculata (excepto en *D. lacustris*), aquí se considera sólo el segundo aspecto de la cúspide, de forma que los estados del carácter puedan ser aplicables.

**57-Tamaño del metacónulo en el M1:** pequeño (0), moderado (1), grande (2). El tamaño del metacónulo es considerado pequeño cuando su superficie oclusal constituye menos del 4% de la superficie total del diente, moderado entre 5 % y 11 % de la superficie total del diente y grande más del 16% de la superficie total del diente (véase Tabla 9f).

El estado 0 está presente en *P. andinus*, *D. singularis*, *D. lacustris* y *Dracolestes?*, el estado 1 en *Pichipilus* y *Phonocdromus* mientras que el resto de los taxones presentan el estado 2.

**58- Altura del metacónulo respecto del protocono en los M1-2:** ligeramente más bajo que el protocono (0), mucho más bajo que el protocono (1), más alto que el protocono (2), de la misma altura (3). El metacónulo de todas las especies incluidas en el análisis es del tipo “alado” (*winged*), es decir que presenta crestas premetaconular y postmetaconular (Goin *et al.*, MS-a-). La superficie oclusal del metacónulo, que queda delimitada entre dichas crestas, se encuentra en todas las especies sobreelevada respecto de la superficie del trígono, esta última delimitada por las preprotocrista, postprotocrista y las bases de las caras anterolingual del metacono y posterolingual del paracono. En vista lingual, si embargo, el metacónulo y el protocono pueden variar en cuanto a sus relaciones de altura. En *E. hadrommatos*, *Cae. sp.*, los cenoléstidos actuales, *Stilotherium* y *Ph.?* B el metacónulo es mucho más bajo que el protocono, de forma que con escaso desgaste, toma el aspecto de cingulo que recorre la esquina posterolingual del molar (estado 1). En *P. andinus*, *D. singularis*, *D. lacustris*, *Dracolestes?*, *P. riggsi* y *Ph.?* A, si bien el metacónulo es más bajo que el protocono (*i.e.*, su altura lingual es menor), no alcanza la diferencia de alturas descrita en el estado 0 (cf. figs 5 A, C y 6 B). En la mayoría de los paleoténtidos y en todos los abderítidos el metacónulo es más alto que el protocono, no sólo en vista lingual sino que además está bien sobreelevado sobre la superficie oclusal del trígono (estado 2). En *P. antiqua* y *P. intermedia*, el metacónulo presenta escasa diferencia de altura con el protocono, tanto lingualmente como en la superficie oclusal de los molares (estado 3).

**59- Paracono de los M1-2:** presente (0), ausente (1). El paracono de los M1-2 está ausente en *C. fuliginosus*, *L. inca*, *S. dissimile*, *P. minutus*, *P. intermedius*, *P. lemoinei*, *A. owenii*, *A. spagazzinii*, *T. pinturinus*, *Abderites* y *P. bicrispatus*. En el resto de los taxones el paracono está presente, con distinto grado de reducción (ver carácter 62).

**60- Cúspides StC y StD:** no fusionadas (0), fusionadas (1). En la Introducción (capítulo I) se discutió sobre la homología de las cúspides estilares en los Paucituberculata. Las cúspides StD y StC están separadas (estado 0) en *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. singularis* y *D. albiventris*, mientras que en el resto de las especies están fusionadas (estado 1) formando una única cúspide (StC+D) por detrás de la StB. El

tamaño de la StC+D es variable a lo largo de la serie molar y también entre las distintas especies (Carácter 61). En *D. lacustris* el área metastilar está sólo parcialmente preservada, por lo que el carácter fue considerado no comparable.

**61- Diferencia de tamaños entre las StB y StC+D en el M1:** StB y StC+D subiguales (0), StB mayor que StC+D (1), StC+D mayor que StB (2). Cúspides StB y StC+D de tamaño subigual están presentes en *C. fuliginosus* (estado 0). En *R. raphanurus*, *Stilotherium*, *Ph.?* B, *P. riggsi* y *Ph.?* A la StC+D es más grande (fundamentalmente más alta) que la StB (estado 2). En el resto de los taxones la StB es de menor tamaño que la StC+D (estado 1). El carácter es inaplicable en todas las especies que presentan StC y StD no fusionadas.

**62-Tamaño relativo y proximidad entre el paracono y la StB en los M1-2:** paracono mayor que StB y ampliamente separado de esta cúspide estilar (0), StB mayor que paracono y separado de esta estilar (1), paracono reducido y coalescente con la StB (2), paracono fuertemente reducido y coalescente con la StB (3).

El paracono en *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. albiventris* y *D. singularis* es una cúspide de gran tamaño en relación a la StB y se encuentra separada de ésta por un valle amplio, formado por las laderas labial del paracono y lingual de la StB (estado 0). En *D. lacustris*, y *Dracolestes?* la StB es mayor que el paracono y ambas cúspides se encuentran separadas por un valle amplio aunque en mayor proximidad que en el estado 0 (estado 1). En *P. riggsi* y *Ph?* A, *E. hadrommatos*, *P. cardichi* y *Pilchenia*, el paracono está reducido y es coalescente con la StB por la unión de las laderas labial del paracono y lingual de la StB; en estas especies, aunque el paracono está reducido, aún son claramente diferenciables las preparacrista y postparacrista (estado 2). En el resto de los taxones donde el paracono está presente, esta cúspide está fuertemente reducida y adosada a la cara lingual de la StB, de modo que prácticamente no son reconocibles las postparacrista y premetacrista (estado 3). En las especies donde el paracono está ausente el carácter se consideró inaplicable. Este carácter fue reformulado a partir del propuesto por Goin *et al.* (MS-a-, Car. 34).

**63- Compresión labiolingual de las cúspides estilares:** no comprimidas (0), comprimidas (1). Las cúspides estilares no son comprimidas en *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. singularis*, *Dracolestes?*, *D. lacustris*, *E. hadrommatos* y *Cae. sp.* En estas especies las cúspides estilares son ligeramente más largas que anchas (a subiguales en largo y ancho) y las caras labial y lingual de las mismas son convexas, por lo que las bases de las cúspides son subcirculares. En el resto de los taxones, las estilares son comprimidas, las caras linguales son prácticamente planas mientras que las labiales son convexas, en la unión entre ambas se forman agudas crestas anteriores y posteriores a cada cúspide estilar (estado 1). Este carácter fue tomado de Goin *et al.* (MS-a-, Car. 39).

**64- Presencia/ausencia de metacono en los M1-2:** presente (0), ausente (1). La cúspide lingual a la StC+D de los Paucituberculata, el metacono, ha sido interpretada en el pasado de distintas maneras y, consecuentemente, ha recibido distintas denominaciones (véase Introducción).

El metacono está ausente en las especies de *Abderites*; en el resto de los taxones está presente, con distinto grado de desarrollo (carácter 64). La presencia/ausencia de metacono fue considerada por Marshall *et al.* (1990). La ausencia de metacono constituyó para estos autores una autapomorfía de los Abderitidae.

**65-Tamaño relativo y proximidad entre metacono y StC+D en los M1-2:** metacono mayor que la StC+D y ampliamente separado (0), metacono moderadamente reducido y coalescente con la StC+D (1), metacono fuertemente reducido y coalescente con la StC+D (2), metacono grande y coalescente con la StC+D (3). El estado 0 está presente en *Dracolestes?* y en *E. hadrommatos*, en donde el metacono es de tamaño mayor a la StC+D y se encuentra separado de esta estilar por un valle relativamente amplio, formado por las caras labial del metacono y lingual de la StC+D. El estado 1 se observa en *Stilotherium*, *Pichipilus*, *Ph? A*, *Ph? B* y *Pilchenia*, en donde el metacono está relativamente reducido en relación a la StC+D y es coalescente con esta cúspide estilar. En el estado 2, el metacono está muy reducido y fusionado con la StC+D, por lo que prácticamente no es posible diferenciar las premetacrista y postmetacrista (*R. raphanurus*, *C. fuliginosus*, *L. inca*, *Palaeothentes*, *Acdestis*, *P. bicrispatus* y *P. minimus*). El estado 3 está presente únicamente a *Cae. sp.* Su morfología es única entre las especies estudiadas debido a que combina un gran tamaño del metacono y un pequeño tamaño de la StC+D, al tiempo que ambas cúspides son parcialmente coalescentes. En las especies de *Abderites*, donde el metacono está ausente, este carácter se consideró inaplicable.

**66- Ubicación del metacono respecto de la StC+D en sentido anteroposterior:** apareado con la StC+D (0), ubicado en la mitad anterior de la StC+D (1). En *Stilotherium*, *Pilchenia* y *P. cardichi* el metacono está apareado con la StC+D a lo largo de un eje aproximadamente perpendicular al eje anteroposterior del molar (estado 0). En los paleoténtidos, cenoléstidos vivientes y en los pichipilinos el metacono se encuentra ubicado en la mitad anterior de la StC+D (estado 1). En las especies de *Abderites* este carácter se consideró inaplicable.

**67- Forma de la centrocrista:** recta (0), levemente en “v” (1), profundamente en “v” (2), abierta con la postparacrista y premetacrista basalmente unidas a las laderas linguales de las StB y StC+D (3). Este carácter fue tomado de Goin *et al.* (MS-a-, Car. 33). La centrocrista, formada por las postparacrista y premetacrista, es recta en *A. clemensi* (estado 0); En *P. andinus* y *D. albiventris* la centrocrista tiene una leve forma de “v” con el vértice ubicado labialmente (estado 1); En *D. singularis*, *Dracolestes?* y *D. lacustris* la centrocrista penetra profundamente la repisa estilar (estado 2); El estado 3 está presente en todos los restantes taxones donde están presentes el metacono o los para- y metaconos. En esas especies

la postparacrista y la premetacrista están desconectadas entre sí y unidas cada una a las caras linguales de las estilares. En *Abderites*, donde ambas cúspides están ausentes, el carácter se consideró inaplicable.

**68- Posiciones relativas de las StB y StC+D y protocono y metacónulo de los M1-2:** protocono y metacónulo anteriormente ubicados respecto de las StB y StC+D (0), protocono y metacónulo ubicados a la misma altura que las StB y StC+D (1), protocono posterior a la StB y metacónulo a la misma altura que la StC+D (2), protocono anterior a la StB y metacónulo apareado a la StC+D (3), protocono anterior a la StB y metacónulo posterior a la StC+D (4).

En los molares que presentan el estado 0, las cúspides linguales, protocono y metacónulo, se ubican anteriormente a las labiales StB y StC+D, de modo que el protocono y la StB y el metacónulo y la StC+D se ubican en ejes oblicuos respecto del anteroposterior del molar (condición presente en *P. riggsi*, *P. centinelus*, *Ph?* A y *Ph?* B). Estos molares son romboidales en sección. En aquellos molares que presentan el estado 1, el protocono y la StB, así como el metacónulo y la StC+D, se ubican en ejes aproximadamente perpendiculares al anteroposterior del molar (condición presente en *Stilotherium*, cenoléstidos actuales *Pilchenia*, *P. boliviensis* y *Palaeothentes*). El estado 2 está presente en *Acdestis* y *T. rothi*, en los cuales el metacónulo está apareado con la StC+D y el protocono está ubicado posteriormente respecto de la StB, de modo que en vista lingual la cara anterior del protocono termina por detrás del extremo más anterior de la StB. El estado 3 se refiere a las relaciones espaciales de las cúspides labiales y linguales en *E. hadrommatos* y *Cae. sp.* En estos taxones el protocono está ubicado anteriormente respecto de la StB y el metacónulo se encuentra apareado con la StC+D. Por último, en *Dracolestes?* el protocono se ubica por delante de la StB y el metacónulo por detrás de la StC+D (estado 4). En los estados 1, 2 y 3 los molares son aproximadamente cuadrangulares en vista oclusal. En las especies con StC y StD no fusionadas el carácter se consideró inaplicable.

**69- Presencia/ausencia de lofos.** Lofos ausentes (0), lofos presentes y bien desarrollados (1). En *Adderites*, *Pitheculites* y *Parabderites* existen lofos desarrollados entre las cúspides StB y protocono (preprotocrista), StC+D y metacónulo (cresta premetaconular), metacónido y protocónido (protocrístida) e hipocónido y entocónido (postcrístida + postentocrístida); la presencia de lofos desarrollados está asociada a una disminución en la altura de las cúspides principales.

Este carácter fue considerado previamente por Marshall (1980, Car. 5e) y formulado como “molar structure (in general)” (Marshall 1980: 122). El autor consideró que los paleoténtidos carecían de lofos, mientras que los molares de los abderítidos se caracterizaban por ser bunolofodontes. El mismo estado (bunolofodontes) fue seguido por Marshall *et al.* (1990) para los Abderitidae. La presencia de lofos fue también considerada por Goin *et al.* (MS-a-, Car. 9).

**70- Cúspide parastilar del M2:** presente (0), ausente (1). La cúspide parastilar se ubica por delante de la

StB en el extremo labial del cíngulo anterior. Está presente en *A. clemensi*, *D. singularis*, *P. andinus*, *Stilotherium*, *P. cardichi*, *Abderites* y *Pitheculites*, *E. hadrommatos* y *Cae. sp.* y ausente en el resto de las especies estudiadas.

**71- Cíngulo anterior del M1:** presente (0), ausente (1). Un cíngulo desarrollado en la cara anterior del M1 está presente en todas las especies estudiadas excepto en los cenoléstidos actuales y en *Stilotherium*. Su ancho y extensión desde la esquina parastilar son variables entre las distintas especies (Carácter 72).

**72- Morfología del cíngulo anterior del M1:** corto y estrecho (0), corto y ancho (1), largo y ancho, extremo lingual en la base del protocono (2), largo y ancho, extremo lingual en la superficie oclusal (3). En *P. andinus*, *D. albiventris*, *D. singularis*, *Pichipilus*, *Phonocdromus* y *Ph?* B, el cíngulo anterior es delicado y corto extendiéndose desde la esquina parastilar hasta la base del paracono o, en los casos en los que el paracono está ausente, hasta un punto equivalente a la base del paracono: el extremo distal de la preprotocrista (estado 0). En *E. hadrommatos*, *Cae. sp.*, *P. cardichi*, *Palaeothentes*, *Pilchenia* y *P. bicrispatus* el cíngulo anterior es ancho y relativamente corto; se extiende desde la esquina parastilar hasta la base del paracono o hasta el extremo distal de la preprotocrista y, en algunos casos, puede sobrepasar escasamente dicho punto (estado 1). En *Acdestis* y *T. rothi*, el cíngulo anterior es ancho y largo, alcanzando lingualmente la base del protocono, por delante del extremo distal de la preprotocrista (estado 2). En *Abderites* y *Pitheculites*, el cíngulo es ancho y largo, superando lingualmente el extremo distal de la preprotocrístida pero, a diferencia del estado 2, su extremo lingual no se ubica en la base del metacono sino en la superficie oclusal del molar, en contacto con la preprotocrista (estado 3). En los cenoléstidos actuales y en las especies de *Stilotherium* el cíngulo anterior del M1 está ausente; por lo tanto, el carácter que aquí se discute se consideró inaplicable en ellas.

**73- Cresta postmetaconular en los M1-2:** poco extendida labialmente (0), no extendida labialmente (1), muy extendida labialmente (2). La cresta postmetaconular puede tener un largo variable. En *A. clemensi* sobrepasa escasamente la base del metacono, por lo que se considera que está poco extendida labialmente (estado 0). En *D. singularis* y *P. andinus* no sobrepasa la base del metacono (estado 1), mientras que en el resto de las especies es larga, extendiéndose labialmente hasta la esquina metastilar del molar (estado 2).

**74- Cúspide premetaconular del M1:** ausente (0), presente (1). En *P. lucina*, *P. primus*, *P. aratae*, *P. lemoinei*, *P. intermedius*, *P. marshalli*, *P. migueli* y *T. pinturinus* existe una cúspide desarrollada en la cara anterior del metacónulo. Su tamaño es variable, como así lo son su conexión o no con la cresta premetaconular mediante una cresta. Esta variación es apreciable en *P. primus* debido a que esta especie está representada por numerosos molares superiores (véase capítulo VI, 1.3.5.2.1). La cúspide premetaconular es grande en *P. lucina*, moderada a poco desarrollada en *P. primus* y poco desarrollada en el resto de las especies.



**75- Compresión de la raíz anterolabial del M1:** ausente (0), presente (1). En *A. crispus*, *A. meridionalis* y *P. minimus* la raíz anterolabial del M1 es de pequeño diámetro y se encuentra comprimida anteroposteriormente; en relación a la cara anterior del molar se encuentra desplazada posteriormente, ubicándose muy próxima a la raíz posterolabial. Probablemente este desplazamiento posterior y compresión de la raíz constituya una modificación relacionada con la hipertrofia del P3, aunque en *P. bicrispatus*, con un P3 hipertrofiado, este rasgo está ausente.

## 2. RESULTADOS

### 2.1. Taxones equivalentes y STR

La matriz que incluye la totalidad de las especies (matriz total) presenta un 33.6% de entradas ausentes, un valor que supera la media de las matrices de datos de taxones fósiles (12 %) analizadas por Wilkinson (1995). Luego de la aplicación del STR fueron identificados ocho equivalentes taxonómicos potenciales con altos porcentajes de entradas ausentes: *P. pascuali*, *A. owenii*, *A. maddenii*, *P. osborni*, *P? halleuxi*, *A. bonapartei*, *A. araucanianus* y *P. rothi*. Wilkinson (1995) definió una serie de reglas de eliminación de taxones de acuerdo al tipo de equivalencia entre ellos. En este análisis, donde todos los taxones mencionados fueron identificados como potencialmente equivalentes con asimetría en un sólo sentido, cabe aplicar la regla según la cual cuando la asimetría es en un solo sentido se deben eliminar aquellos equivalentes potenciales que presentan el mayor número de entradas ausentes.

*P. pascuali* es un equivalente de *P. intermedius*, presenta un 49 % de entradas ausentes vs. 8% de entradas ausentes de *P. intermedius*; por lo tanto, *P. pascuali* puede ser quitado de la matriz sin pérdida de información filogenética. *A. owenii*, *A. bonapartei* y *A. maddenii* son equivalentes de *A. spegazzinii*. Los porcentajes de entradas ausentes son 91.33 %, 61.33 % y 77.33 % respectivamente, mientras que *A. spegazzinii* tiene un 6.67 % de entradas ausentes. *A. owenii*, *A. bonapartei* y *A. maddenii* pueden ser quitados de la matriz. *P. osborni*, con 23 % de entradas ausentes, es un equivalente de *P. centinelus*, con 20 % de entradas ausentes. Puede ser quitado del análisis manteniendo a *P. centinelus* en la matriz. *Pichipilus? halleuxi*, con 68 % de entradas ausentes, es un equivalente de *P. riggsi* (16 % de entradas ausentes), *P. centinelus* (20 % de entradas ausentes), *Phonocdromus gracilis* (41 % de entradas ausentes) *Ph? A.* (14.67 % de entradas ausentes) y *Ph? B* (16 % de entradas ausentes). Puede ser quitado de la matriz manteniendo a los restantes taxones en el análisis. *A. araucanianus*, con un 33.33 % de entradas ausentes, es un equivalente de *A. meridionalis* (21.33 % de entradas ausentes); por último, *P. rothi* con 70.67 % de entradas ausentes, es un equivalente de *P. minimus* (16 % de entradas ausentes).

## 2.2. Análisis de las matrices de datos

Se realizaron cuatro análisis, dos sobre la matriz total (Tabla 10) y dos sobre la matriz reducida en taxones (matriz reducida); esta última se construyó siguiendo los criterios de eliminación de taxones potencialmente equivalentes (pero véase más abajo). Los análisis de la matriz total consistieron en dos búsquedas heurísticas, una considerando a los caracteres igualmente pesados (análisis 1), y otra utilizando pesos implicados (análisis 2). Del mismo modo se realizaron dos análisis de la matriz reducida, uno consistente en una búsqueda heurística considerando a los caracteres igualmente pesados (análisis 3) y otro consistente en una búsqueda heurística utilizando pesos implicados (análisis 4).

En los análisis 2 y 4 se eligió un valor de  $k=90$  debido a que el mismo representa un bajo “castigo” a los caracteres homoplásicos. Además, se realizaron una serie de búsquedas utilizando distintos valores de  $k$ . Bajo valores de  $k$  entre 90 y 5, las topologías de los consensos de cada conjunto de AMPs permanecieron sin modificaciones.

Como primer paso se realizaron los análisis 1 y 2 seguidos de los correspondientes consensos estrictos (figs. 12 y 13). Los consensos estrictos permitieron establecer las áreas de topología contradichas en los conjuntos de AMPs. Luego se contrastaron estos resultados con aquéllos producto de la aplicación del STR. Esto último tuvo como finalidad determinar la influencia efectiva que los equivalentes taxonómicos tuvieron en las resoluciones ambiguas y definir la eventual inclusión de dichos taxones en la matriz reducida. En los consensos estrictos de los análisis 1 y 2, tres taxones identificados como potencialmente equivalentes: *P. osborni*, *A. araucanianus* y *P. rothi*, mostraron relaciones con los restantes taxones que no justificaban su exclusión de la matriz reducida. Como puede verse en la fig. 12, dentro de la politomía conformada por los Pichipilinae *P. osborni* constituye el grupo hermano de *P. centinelus*. La eliminación de *P. osborni* no permitiría una mejor resolución de las relaciones de los restantes pichipilidos ni recuperar más información filogenética que su condición de grupo hermano de *P. centinelas*; por lo tanto, fue igualmente incluido en la matriz reducida. *A. araucanianus* se ubicó junto con *A. crispus* y *A. meridionalis* en un clado totalmente resuelto, siendo *A. araucanianus* el taxón hermano de *A. meridionalis*. Por esta razón, y a pesar de que constituye un equivalente taxonómico de *A. meridionalis*, fue retenido en la matriz reducida. *P. rothi*, identificado como un equivalente de *P. minimus*, se ubicó en un clado junto con este taxón y *P. chenche* conformando una tricotomía. En virtud de este resultado, la eliminación de *P. rothi* no aportaría más información acerca de las relaciones entre estos tres taxones, por lo que posteriormente *P. rothi* fue incluido en la matriz reducida. En síntesis, los taxones considerados en la matriz reducida son aquellos de la matriz total excepto *P. pascuali*, *A. owenii*, *A. maddenii*, *P? halleuxi* y *A. bonapartei*.

Como segundo paso se realizaron los análisis 3 y 4, a partir de la matriz reducida, seguidos de los correspondientes consensos estrictos de los conjuntos de AMPs (figs. 14 y 15).

A continuación se detallan los resultados de cada análisis en cuanto a número de AMPs, largo de los AMPs, índices de consistencia (Ic) y de retención (Ir).

Análisis 1: produjo un total de 2970 AMPs de 195 pasos de largo. Los índices de consistencia (Ic) y de retención (Ir) fueron de 59 y 88 respectivamente. El árbol de consenso estricto se muestra en la figura 12.

Análisis 2: resultó en 1590 AMPs con un *fit* de 0.87. El árbol de consenso estricto se muestra en la figura 13.

Análisis 3: se obtuvieron 1920 AMPs de 195 pasos de largo, Ic= 59 e Ir= 88. El árbol de consenso estricto se muestra en la figura 14.

Análisis 4: se obtuvieron 270 AMPs con un *fit* de 0.87. El árbol de consenso estricto se muestra en la figura 15.

### 2.3. Topología común de los árboles de consenso estricto de los cuatro análisis

Los árboles de consenso estricto de los cuatro análisis (figs. 12-15) son consistentes entre sí y se diferencian por la mayor o menor resolución de algunas politomías. Ninguno de los grupos externos demostró estar más cercanamente emparentado a los Paucituberculata, por lo que existe una politomía basal formada por *A. clemensi*, *P. andinus*, *D. albiventris*, *D. singularis* y el clado que reúne a los Paucituberculata (véase más abajo). Dentro de los Paucituberculata quedó definida una politomía basal conformada por *R. capricornicus*, *E. hadrommatos*, *Cae. sp.*, *D. lacustris*, *Dracolestes?* (Paucituberculata basales) y el clado formado por los restantes taxones. Este último presenta dos agrupamientos principales. Por un lado el clado conformado por los cenoléstidos vivientes más las especies extintas más cercanamente emparentadas: *C. miocenicus*, *P. venetus*, *P. tripotamicus*, *S. dissimile*, *S. parvum* y *G. aktites*. Por el otro, un gran clado formado por los Pichipilidae (*P. gracilis*, *Ph?* A, *Q. almagaucha*, *Ph?* B, *P. riggsi*, *P. osborni*, *P. centinelus* y *P? halleuxi*) como grupo hermano del clado que incluye a los paleoténtidos y abderítidos de la literatura tradicional. Este último agrupamiento presenta una tricotomía basal formada por *P? fraileyi*, *P. cardichi* y el clado formado por los restantes taxones y que incluye sucesivamente a *S. mahaynaq*, *Pilchenia* (incluyendo a *P. boliviensis*) y el clado formado por los Abderitidae (*Parabderites* + (*Pitheculites* + *Abderites*) y los Palaeothentidae (*C. chubutensis*, *T. pinturinus*, *A. owenii*, *A. spegazzinii*, *A. maddenii*, *T. rothi*, *T. simpsoni* y *A. bonapartei* *P. primus* *P. pascuali*, *P. minutus*, *P. intermedius*, *P. lemoinei*, *P. aratae*, *P. marshalli* y *P. migueli*). Los Abderitidae y Palaeothentidae constituyen grupos hermanos.

## 2.4. Diferencias topológicas de los árboles de consenso estricto: efectos de la aplicación de STR y pesado de caracteres.

**STR.** Como resultado de la eliminación de *P? halleuxi*, en los consensos de los análisis 3 y 4 se recuperó un nodo adicional que permitió resolver en parte las relaciones de los pichipílidos; en los análisis 1 y 2 *P. centinelus* y *P. osborni* constituyeron grupos hermanos, mientras que en los análisis 3 y 4 *P. riggsi* se resolvió como grupo hermano de *P. centinelus* + *P. osborni*.

En el análisis 1 (fig. 12) los Palaeothentidae conformaron una gran politomía. La eliminación de *P. pascuali*, *A. owenii*, *A. maddenii* y *A. bonapartei* en el análisis 3 (fig. 14) sumó un nodo adicional dentro del clado formado por los Palaeothentidae que recuperó la monofilia de los decastinos *A. spegazzinii*, *T. rothi*, *T. pinturinus* y *T. simpsoni*. En relación con el análisis 2 (fig. 13), en el análisis 4 (fig. 15) la eliminación de *A. owenii*, *A. maddenii* y *A. bonapartei* sumó un nodo adicional dentro del clado compuesto por los decastinos, el cual que reunió como grupos hermanos a *T. rothi* y *A. spegazzinii*. En el mismo análisis, la eliminación *P. pascuali* no mejoró la resolución del clado *Palaeothentes*, el que permaneció como una politomía en el consenso estricto (fig. 15).

**Pesado de caracteres.** Como resultado de los análisis 2 y 4 (figs. 13 y 15) se recuperó la monofilia de *P. bicrispatus* y *P. minusculus*, aunque este clado permanece con un muy bajo soporte. En los análisis 1 y 3, en cambio, estos dos taxones forman parte de una tricotomía con el clado *Pitheculites* + *Abderites*.

El pesado de caracteres no mejoró la resolución de los Pichipilidae que, al igual que en los análisis 1 y 2, permanecen como una politomía. Por el contrario, el pesado de caracteres tuvo una notable influencia en la resolución del clado formado por los Palaeothentidae. En la topología del consenso del análisis 2 y 4 (figs. 13 y 15), *C. chubutensis* constituye el taxón basal de los Palaeothentidae, los decastinos conforman un clado compuesto por las especies previamente referidas a los Decastinae más *T. simpsoni* y *T. pinturinus*. y los paleotentininos conforman un clado en el cual *P. primus* y *Palaeothentes* constituyen grupos hermanos. Excepto los Decastinae y *Palaeothentes* los restantes clados presentan un bajo soporte.

**2.5. Resultados de los cladogramas de compromiso.** La aplicación del método de consenso *agreement subtree* (AS) a los AMPs de los análisis 3 (AS 1) y 4 (AS 2) permitió determinar el origen de la ambigüedad que aun persiste en algunos nodos luego de la aplicación del STR.

En los AS 1 y 2 (figs. 16 y 17 respectivamente) se eliminaron en la base de los Paucituberculata *R. capricornicus*, *D. lacustris* y *E. hadrommatos*; esto permitió apreciar que *Cae* sp. está más cercanamente emparentado a los restantes *Paucituberculata* que *Dracolestes?*. Los taxones eliminados son inestables debido a la ausencia de evidencia (*R. capricornicus*) o a una combinación de entradas ausentes y caracteres en conflicto (*D. lacustris* y *E. hadrommatos*).

*R. capricornicus* es un taxón muy fragmentario (el holotipo es un m1 aislado), con un alto porcentaje de entradas ausentes (74.67%). Además, los caracteres filogenéticamente informativos resultaron no comparables en los restantes taxones de la politomía; *R. capricornicus* presenta con todos ellos una equivalencia potencial asimétrica bidireccional; es decir, no existen en los caracteres con información filogenética contradicción con los restantes taxones de la politomía. Su inestabilidad se debe a la gran cantidad de datos ausentes.

*E. hadrommatos* tiene un único carácter incongruente con *Cae* sp. (Car. 65, tamaño relativo y proximidad del metacono y la StC+D en los M1-2; véase Tabla 10) y dos caracteres (relacionados a la morfología del P3) que son no comparables en *Cae* sp. pero que presentan un estado conocido para *E. hadrommatos*. En relación con *D. lacustris* y *Dracolestes?*, *E. hadrommatos* presenta una combinación de caracteres no comparables y contradichos (de estos últimos, seis caracteres con *D. lacustris* y seis con *Dracolestes?*).

*D. lacustris* y *Dracolestes?* son equivalentes taxonómicos potenciales con equivalencia asimétrica bidireccional; es decir, en los caracteres informativos no existe contradicción entre ellos, pero ambos en relación con *E. hadrommatos* y *Cae* sp., presentan caracteres contradichos combinados con no comparables.

Entre los Caenolestidae, *G. aktites* fue removido de la tricotomía basal (figs. 16 y 17). La combinación de caracteres de *G. aktites* muestra que la ambigüedad en la base de los Caenolestidae se debe a la contradicción de caracteres sumada a datos ausentes. *G. aktites* es conocido sólo por la dentición inferior, la cual es informativa prácticamente para todos los caracteres. Sin embargo, esta información es insuficiente para resolver las relaciones con los restantes clados, algo que no ocurre, por ejemplo, con *P. venetus*, que es un taxón sumamente fragmentario y cuyas relaciones se encuentran totalmente resueltas. Por lo tanto, las relaciones de parentesco de *G. aktites* quizás puedan ser dilucidadas en el futuro con el conocimiento de la morfología de su dentición superior, pero también con el conocimiento de la dentición superior de las especies de *Pliolestes* y *C. miocenicus*.

En el AS 2 (fig. 17) fueron removidos de la politomía formada por los pichipílicos *Q. almagaucha* y *P. gracilis* y esos mismos taxones más *Ph? A* en el AS 1 (fig. 16). En el AS 2 se puede apreciar que *Ph? A* y *Ph? B* son sucesivos taxones hermanos del clado *P. riggsi* (*P. centinelus* + *P. osborni*). Algo similar ocurre en el AS 1 donde *Ph? B* es el taxón hermano de *P. riggsi* (*P. centinelus* + *P. osborni*). Las causas de estos resultados pueden encontrarse en la combinación de entradas ausentes y ambigüedad de caracteres en los taxones flotantes. En *Q. almagaucha*, la inestabilidad se debe a su alto porcentaje de entradas ausentes (70.67%) combinado con caracteres contradictorios con los restantes taxones. *Ph? A* y *P. gracilis* difieren entre sí por la codificación de sólo un carácter (Car. 33, largo de los cíngulos anterobasales) y por la concentración de datos ausentes para los caracteres relacionados con la dentición superior en *P. gracilis* (véase Tabla 10). Por lo demás, estos dos taxones presentan relaciones ambiguas con *Ph? B* y el clado *Pichipilus*, debido principalmente a caracteres en conflicto.

*P? fraileyi* fue eliminado de la politomía que formaba junto a *P. cardichi* y los restantes paucituberculata no cenolestoides. La codificación de los estados de carácter de *P? fraileyi* indica que este taxón es inestable debido a la ausencia de caracteres codificables para la dentición superior (véase Tabla 10), los cuales son conocidos para *P. cardichi*. *P? fraileyi* y *P. cardichi* son equivalentes taxonómicos potenciales con equivalencia bidireccional.

En el consenso estricto del análisis 3, los Palaeothentidae presentan dos politomías: una formada por los decastinos, y otra por los restantes Palaeothentidae más el clado Decastinae. En el AS 1 los taxones flotantes eliminados de la politomía basal fueron: *C. chubutensis*, *P. primus*, *P. minutus*, *P. intermedius*, *P. lemoinei*, *P. aratae*. Al igual que la mayoría de los taxones inestables del análisis, aquí existe una combinación de datos ausentes y contradictorios. Sin embargo, la mayoría de estos taxones son altamente completos para el conjunto de caracteres que fueron analizados; excepto *C. chubutensis* con un 48 % de entradas ausentes las restantes especies tienen entre un 8% y un 17 % de entradas ausentes; asimismo los caracteres contradictorios son relativamente escasos (e.g. Car. 59 y Car. 32). Del clado formado por los decastinos fueron removidos *T. pinturinus* y *A. spegazzinii*. Esto dió como resultado el agrupamientos de *T. simpsoni* + *T. rothi*. Estos resultados se deben a una combinación de datos ausentes y contradictorios, estos últimos concentrados en los caracteres de la dentición inferior.

En el consenso estricto del análisis 4 el clado Palaeothentidae se encuentra mucho más resuelto que el del análisis 3; aquí las politomías se generaron entre las especies de *Palaeothentes* y entre los decastinos *T. simpsoni*, *T. pinturinus* y *A. spegazzinii* + *T. rothi*. En el AS 2, fueron eliminados *P. minutus*, *P. intermedius*, *P. lemoinei*, *P. aratae* y *T. simpsoni* de la tricotomía de los decastinos. Las especies de *Palaeothentes* removidas son las mismas que en el AS 1 y las causas de su eliminación son las mismas que las detalladas más arriba. Teniendo en cuenta la relativa completitud de las especies de *Palaeothentes*, es esperable que la resolución de las relaciones entre las especies que lo forman se encuentre en el conocimiento de otros conjuntos de caracteres, más allá de los dentarios; los caracteres dentarios parecen no contener una cantidad significativa de información como para resolver las relaciones entre ellos. Entre los decastinos el taxón removido fue *T. simpsoni*, a diferencia del AS 1 donde las especies eliminadas fueron *T. pinturinus* y *A. spegazzinii*. Estas diferencias se deben al efecto del pesado de caracteres que generó la topología descrita más arriba. En ella se genera una tricotomía, en la que *T. simpsoni* resulta ser el taxón inestable; la inestabilidad se debe principalmente a los caracteres no comparables; *T. pinturinus* y *T. simpsoni* presentan una equivalencia asimétrica bidireccional. Estos resultados permitieron apreciar la mayor afinidad de *T. pinturinus* con el clado *A. spegazzinii* + *T. rothi*.

En cuanto a los Abderitidae, en los AS 1 y 2 fue removido *P. rothi* del clado *Pitheculites*; como se detalló más arriba, *P. rothi* constituye un equivalente taxonómico de *P. minimus*, por lo que la ambigüedad de la tricotomía se debe principalmente a la inestabilidad de *P. rothi* producto de sus entradas ausentes (con *P. chenche* la equivalencia es potencial asimétrica bidireccional) y no de caracteres contradictorios con las restantes especies del género. En el AS 1 *P. minusculus* fue eliminada de la tricotomía que conformaba con *P. bicrispatus* y los restantes abderítidos.

### 3. DISCUSION

#### Discusión de los clados obtenidos y comparación con hipótesis previas

Salvo que se haga una mención explícita, las sinapomorfias detalladas para cada clado son sinapomorfias no ambiguas resultantes de los cuatro análisis.

#### 3.1. *Paucituberculata*

En el análisis filogenético llevado a cabo se incluyó como grupo interno a la totalidad de las especies referidas previamente a los Paucituberculata (*sensu* Goin *et al.*, -MS-) y nuevas especies cuyos caracteres *a priori* señalaban una estrecha afinidad con este grupo. Como resultado de los cuatro análisis (figs. 12-15), los cuatro taxones externos resultaron por fuera del grupo interno; de esta manera se corroboró la monofilia de las especies previamente referidas a los Paucituberculata y la pertenencia a este clado de las especies dadas a conocer aquí: *Stilotherium parvum* sp. nov., *Gainmanlestes aktites* gen. et sp. nov., *Caenolestoides miocenicus* gen. et sp. nov., *Phonocromus?* sp. nov. A, *Phonocromus?* sp. nov. B, *Titanothentes pinturinus* sp. nov. y *Abderites araucanianus* sp. nov.

El clado Paucituberculata quedó sustentado por diez sinapomorfias y un alto soporte en valores de J y G-C. Los estados de carácter que justifican la monofilia del grupo son: muesca de la protocristida del m1 pobremente desarrollada (20<sup>2</sup>), orientación de la postparacristida del m2 perpendicular al eje anteroposterior del molar (27<sup>1</sup>), hipocónido de los m2-3 muy desarrollado, saliente y no comprimido en sentido anteroposterior (35<sup>1</sup>), entocónido comprimido lateralmente (36<sup>1</sup>), diferencia de altura marcada entre la entocristida y la cristida oblicua del m1 (39<sup>1</sup>), tamaño moderado del metacónulo (57<sup>1</sup>), cúspides StC y StD fusionadas (60<sup>1</sup>), paracono de los M1-2 reducido y coalescente con la StB (62<sup>2</sup>), centrocrista abierta, con la postparacrista y premetacrista basalmente unidas a las laderas linguales de las StB y StC+D (67<sup>3</sup>) y cóngulo anterior del M1 corto y ancho (72<sup>1</sup>). Dos sinapomorfias ambiguas se reconocen para este clado: p3 ubicado parcial o totalmente por debajo del trigónido del m1 (12<sup>1</sup>) y mitad posterior del posterior del P3 más alta que su mitad anterior (50<sup>1</sup>).

Los resultados de este trabajo corroboraron la hipótesis de monofilia de los Paucituberculata propuesta por Goin *et al.* (MS-a-). En dicho trabajo, y al igual que en estos resultados, el carácter muy desarrollado y saliente del hipocónido de los m2-3 y la compresión lateral del entocónido constituyeron sinapomorfias de este grupo. Otro carácter considerado una sinapomorfia de los Paucituberculata en Goin *et al.* (MS-a-) es el mayor tamaño de la StB o StB y StD respecto del paracono y metacono. En este trabajo dicho carácter fue reformulado (véase capítulo V, 1.3), de manera que quedó expresado en otros dos caracteres: 62 y 65; entre ellos el estado 2 del carater 62 resultó una sinapomorfia de los Paucituberculata.

En la filogenia presentada por Marshall *et al.* (1990), la monofilia de los Caenolestoidea (incluyendo a los Kollpaniidae, pero véase Goin *et al.*, MS-a-) se fundamentó en el gran tamaño de las

StD y StB, el tamaño subigual de estas dos estilares y su mayor altura respecto del paracono y metacono. Como se señaló más arriba, la reducción del paracono respecto de la StB constituye un carácter derivado de los Paucituberculata, mientras que la reducción del metacono respecto de la StC+D es un rasgo derivado compartido por todos los Paucituberculata no basales.

Los Paucituberculata presentan una gran ambigüedad en la base. Esta está dada por los taxones “flotantes” *R. capricornicus*, *D. lacustris* y *E. hadrommatos*. Debido a que se desconocen para los taxones basales ciertos estados de carácter, se reconocieron para el nodo Paucituberculata tres sinapomorfías ambiguas: presencia de insicivo hipertrofiado (2<sup>2</sup>), p3 actuando a manera de soporte del trigónido del m1 (12<sup>1</sup>) y la mitad posterior del P3 es mucho más alta que su mitad anterior (50<sup>1</sup>). Dejando de lado los taxones basales *R. capricornicus*, *D. lacustris*, *Dracolestes?*, *E. hadrommatos* y *Cae. sp.*, los restantes paucituberculados conforman un gran clado con un bajo soporte. Este agrupamiento se encuentra soportado por siete sinapomorfías: ausencia de muesca en la paracrística del m1 (15<sup>1</sup>), paracónido del m1 muy reducido (16<sup>1</sup>), para y metacónido de los m2-3 próximos (26<sup>1</sup>), cúspides estilares comprimidas labiolingualmente (63<sup>1</sup>), metacono de los M1-2 moderadamente reducido y coalescente con la StC+D (65<sup>1</sup>), protocono y metacónulo ubicados a la misma altura que las StB y StC+D (68<sup>1</sup>) y ausencia de cúspide parastilar del M2 (70<sup>1</sup>). Este último clado presenta dos grupos principales: Caenolestoidea y Palaeothentoidea (véase más abajo).

### 3.2. *Caenolestoidea*

Este clado incluye a los Caenolestini de Marshall, 1980 (=Caenolestinae Marshall *et al.*, 1990) más las nuevas especies *Gaimanlestes aktites*, *Caenolestoides miocenicus* y *Stilotherium parvum*. Los Caenolestoidea constituyen un grupo poco soportado. Seis sinapomorfías justifican su monofilia: entocrística de los m2-3 lingualmente cóncava (38<sup>2</sup>), hipoconúlido pequeño y fuertemente comprimido en sentido anteroposterior (46<sup>2</sup>), m4 unirradicado (47<sup>1</sup>), metacónulo de los M1-2 mucho más bajo que el protocono (58<sup>1</sup>), paracono de los M1-2 fuertemente reducido y coalescente con la StB (62<sup>3</sup>) y ausencia de cíngulo anterior en el M1 (71<sup>1</sup>). Una sinapomorfía ambigua se reconoce para este clado: metacónulo grande (52<sup>2</sup>); este rasgo está presente en todos los cenolestoideos en los que el carácter es comparable.

En los Caenolestoidea existe una tricotomía basal compuesta por: (1) el clado formado por *S. parvum* y *S. dissimile*, (2) el clado que incluye a los Caenolestidae actuales más *C. miocenicus* y *Pliolestes* y (3) *G. aktites*. El primer clado reúne a las especies reconocidas para *Stilotherium*; este agrupamiento se encuentra fuertemente sustentados por tres sinapomorfías: paracónido y metacónido de los m2-3 subiguales en tamaño (25<sup>1</sup>), para y metacónido de los m2-3 separados (26<sup>0</sup>) y cíngulos anterobasales largos (33<sup>1</sup>); una sinapomorfía ambigua para el clado es StC+D de mayor tamaño que la StC (61<sup>2</sup>). El segundo agrupamiento presenta un soporte moderadamente alto solamente en los análisis 3 y 4. En los cuatro análisis, los cenolestidos vivos *C. fuliginosus* y *L. inca* constituyen un grupo monofilético que presenta como taxón hermano plesiomorfo a la especie, también representada en la



actualidad, *R. raphanurus*. Los cenolestidos vivientes tienen como especie extinta más cercanamente emparentada a *Caenolestoides miocenicus*; este agrupamiento se encuentra sustentado por tres sinapomorfias: cíngulos anterobasales largos en los m2-3 (33<sup>1</sup>), presencia de plataforma lingual a la entocrístida en los m2-3 (42<sup>1</sup>) y entocónido de los m2-3 retrasado en relación al hipocónido (45<sup>1</sup>). Por fuera del clado descrito se ubica *Pliolestes*, un agrupamiento compuesto por las especies *P. venetus* y *P. tripotamicus*. La monofilia de *Pliolestes* y el clado *Caenolestoides miocenicus* + los cenolestidos vivientes queda soportada por las siguientes sinapomorfias: metacónido del m1 algo retrasado con relación al protocónido (14<sup>1</sup>), entocrístida de los m2-3 distalmente más baja que la crístida oblicua (40<sup>1</sup>) y presencia de plataforma lingual a la entocrístida del m1 (41<sup>1</sup>). Finalmente, las relaciones de *G. aktites* con los dos agrupamientos arriba descritos permanecen ambiguas. La razón de esta falta de resolución quizás se deba a la particular combinación de caracteres en conflicto y no comparables relacionados con la dentición inferior, sumada a la ausencia de conocimiento de las características de la dentición superior (véase más arriba pág. 94).

Como resultado de este estudio se corroboró la hipótesis de Goin *et al.* (MS) de no monofilia de los “Caenolestinae” (*sensu* Marshall, 1980; = “Caenolestidae” *sensu* Marshall *et al.*, 1990) y la condición de grupos hermanos de los Pichipilidae y los Paucituberculata no cenolestoides (*i.e.*, Palaeothentoidea; Goin *et al.*, MS-x-). Además, se corroboró la pertenencia de *Pliolestes* a los Caenolestidae (Oliveira *et al.*, 1996; Abello, 2002; Abello *et al.*, 2004; Goin *et al.*, Ms-a-).

Los resultados de este análisis corroboraron dos sinapomorfias mencionadas por Goin *et al.* (MS-a-) para los Caenolestidae: entocrístida curva en los m1-3 (cóncava lingualmente en este trabajo) y m4 unirradicado. Otro carácter mencionado por estos autores fue la entocrístida alta en los m1-3. En este trabajo, esa característica de la entocrístida está parcialmente considerada en el carácter 40<sup>1</sup> el que constituye una sinapomorfia de un clado menos inclusivo (véase más arriba).

Marshall (1980) había señalado como únicos rasgos derivados de los “Caenolestinae” la presencia de vacuidades anteorbitales y una fórmula dentaria de  $I^{4/3-4}$ ,  $C^{1/1}$ ,  $P^{3/3}$ ,  $M^{4/4}$ . Al mismo tiempo, reconoció que los restantes caracteres que le permitían reunir a ambos grupos eran todos plesiomórficos para los Caenolestidae. En relación a los Caenolestini, sostuvo que dicho agrupamiento no presentaba rasgos apomórficos sino que retenían sólo estados plesiomórficos para la subfamilia (*i.e.*, “Caenolestinae”).

En la diagnosis de los “Caenolestinae” Marshall (1980) mencionó los siguientes caracteres: (1) fórmula dentaria  $I^{4/3-4}$ ,  $C^{1/1}$ ,  $P^{3/3}$ ,  $M^{4/4}$ ; (2) p2 birradicado y funcional; (3) p3 grande (igual o más alto que el triónido del m1) y birradicado; (4)  $M^{1-4/1-4}$  tubérculo-sectoriales, sin desarrollo de lofos; (5) m1 con metacónido prominente y talónido y trigónido no modificado; (6) m2-3 con trigónidos y talónidos diferenciados, talónido mucho más grande que el trigónido en vista oclusal; (7) “cónulo intermedio” en la base del metacono de los M1-3; (8) M1 cuadrítubercular; (9) ausencia de modificaciones sectoriales en los P3, M1, m1 y p2 y (10) vacuidades anteorbitales presentes entre los huesos nasal, maxilar y frontal. En este trabajo se ha constatado que la mayoría de estos rasgos son plesiomorfos para los

Paucituberculata (=Caenolestidae *sensu* Marshall, 1980). Las únicas excepciones son los caracteres 1 y 5. Respecto del primero, y más allá de la dificultad que existe en el establecimiento de la fórmula dentaria antemolar, se observa entre los Paucituberculata una reducción en número de piezas dentarias antemolares respecto de la condición plesiomorfa de los Marsupialia (véase el carácter 5 de este estudio); sin embargo, debido a la no comparabilidad de este carácter en los Paucituberculata basales, no se pudo determinar si la reducción de dientes antemolares es una condición plesiomorfa o derivada para el grupo. Respecto del carácter 5, la estructura del trigónido del m1 es variable entre los Paucituberculata (véase el carácter 14 en la descripción de los caracteres); en los caenolestidos *Gaimanlestes* y *Stilotherium* y en los Pichipilidae, la disposición de las cúspides principales del trigónido del m1 presentan el estado plesiomorfo (*i.e.* metacónido no retrasado respecto del protocónido) mientras que *Pliolestes* y los cenolestidos actuales comparten una morfología derivada (14<sup>1</sup>, metacónido algo retrasado en relación al protocónido). Los restantes caracteres mencionados por Marshall son todos plesiomorfos para los Paucituberculata. Un p2 birradicado y bien desarrollado está presente en los Caenolestidae y Pichipilidae, así como en los grupos externos, mientras que la reducción o eventual pérdida de este premolar es una característica observada en los restantes Paucituberculata no basales. Un p3 grande (igual o más alto que el triónido del m1) y birradicado es una condición generalizada dentro de los Paucituberculata; la reducción del p3 es un rasgo derivado homoplásico que ocurrió tres veces en la historia del grupo: en *Pliolestes*, en los acdestinos y en los abderítidos. La ausencia de lofos también es un rasgo plesiomorfo para el grupo, la condición derivada de presencia de lofos ocurre en los Abderitidae. En relación a la diferenciación de los trigónidos y talónidos de los m2-3, los Caenolestidae y Pichipilidae tienen ambas estructuras tan diferenciadas como los restantes representantes del orden; la mayor amplitud del talónido en relación al trigónido se verificó sólo en algunas especies de Pichipilidae (véanse los resultados del análisis morfométrico, capítulo IV, 3). Los caracteres 1 y 7 fueron discutidos en la sección sobre homologías dentarias; respecto al primero la homología serial sólo es determinable en los especímenes con dentición antemolar completa (Cap. II, 3.1.1.); respecto al segundo, el “cónulo intermedio”, considerado en este trabajo homólogo al metacono, está presente en la gran mayoría de los representantes del orden. La morfología cuadrutubercular de los M1 de los “Caenolestidae” (carácter 8) se debe a la presencia de un metacónulo expandido lingualmente, un rasgo presente en todos los Paucituberculata no basales. Esta cúspide en general disminuye en tamaño desde el M1 al M4, motivo por el cual los molares anteriores (M1-2) son más cuadrangulares que los posteriores en vista oclusal (M3-4).

Marshall *et al.* (1990) también sostuvieron la monofilia de los “Caenolestidae”. La mayoría de los caracteres que soportaban el clado propuesto por estos autores proviene de la anatomía blanda (*e.g.* morfología del timo y estómago) que son sólo comparables en las especies vivientes. Sólo fue considerado un rasgo osteológico: la presencia de vacuidades anteorbitales. Según Marshall (1980) y Marshall *et al.* (1990) las vacuidades anteorbitales estuvieron presentes en el Pichipilidae *P. centinelus*, lo que sustentaría la monofilia de cenolestidos y pichipílicos. Sin embargo, como resultado de este estudio se consideró que el estado de carácter en *P. centinelus* no es comparable debido al estado de deterioro del

área craneana donde se presenta esta vacuidad (véase también Goin *et al.*, MS-a-). Como se discutió previamente (capítulo V 1.3.) este rasgo no sólo no está presente en todos los representantes actuales sino que, además, es comparable en pocas especies extintas debido a que los restos craneanos con buen estado de preservación son escasos. A pesar de ello, el carácter fue incorporado en la filogenia llevada a cabo; debido a lo poco comparable que es este carácter, su información filogenética es escasa.

La cercanía filogenética de *Pliolestes* con *Pichipilus* y *Phonocdromus* fue propuesta originalmente por Marshall (1976) y Marshall y Pascual (1977); posteriormente, estas propuestas fueron formalizadas por Marshall (1980) mediante la reunión de todos estos géneros en los Pichipilini (= Pichipilidae Marshall *et al.*, 1990). Las relaciones filogenéticas más próximas fueron propuestas primero con *Pichipilus osborni* (Marshall, 1976; Marshall y Pascual, 1977); posteriormente, con el descubrimiento de *P. halleuxi*, Marshall (1990) lo vinculó más cercanamente con este pichipílido. Esta última hipótesis fue posteriormente corroborada por el análisis filogenético de los Pichipilinae realizado por Ortiz Jaureguizar (1997).

El agrupamiento de *Pliolestes* con los Caenolestidae actuales y *C. miocénicus*, está sustentado por bajos valores de J. Sin embargo, la monofilia de los Palaeothentoidea (véase más abajo) está fuertemente sustentada, por lo que aún en hipótesis mucho menos parsimoniosas no se produciría el agrupamiento de *Pliolestes* con los Pichipilidae.

### 3.3. Palaeothentoidea

Los Palaeothentoidea constituyen un clado conformado por los Pichipilidae y los restantes paucituberculata no cenolestoides como grupos hermanos. Este agrupamiento presenta un alto soporte tanto en términos de G-C como de J en los cuatro análisis. Estos resultados corroboraron las hipótesis previas (Goin *et al.*, MS-a-; Abello *et al.*, 2004) acerca de las más cercanas relaciones filogenéticas de los pichipílicos.

Los caracteres que soportan la monofilia de los paleotentoideos son los siguientes: marcada diferencia de grosor del esmalte entre las caras laterales y oclusal de los molares (13<sup>1</sup>), presencia de una cresta posterior al metacónido (30<sup>1</sup>), presencia de una cresta posterior al protocónido (31<sup>1</sup>) y presencia de una postentocrístida (37<sup>1</sup>).

Dos de las sinapomorfías señaladas ya habían sido mencionadas por Goin *et al.* (MS-a-): presencia de una cresta posterior al metacónido y gran diferencia de grosor del esmalte entre las caras oclusal y laterales. Otro carácter que en la filogenia de Goin *et al.* (MS-a-) resultó una sinapomorfía del grupo fue el metacónido del m3 adelantado respecto del protocónido. En este estudio se consideró la disposición de las cúspides principales del trigónido en los m2 y m3 conjuntamente (véase el carácter 23 de este trabajo). En los paleotentoideos ocurren dos estados de este carácter: el adelantamiento del metacónido respecto del protocónido en los m2-3 (23<sup>1</sup>) presente en los Pichipilidae, *P. cardichi* y en los Abderitidae (excepto *P. bicrispatus*) y el adelantamiento del metacónido en el m3, pero el no adelantamiento de esta cúspide en el m2 (23<sup>2</sup>) presente en *Pilchenia*, *P. bicrispatus* y los Palaeothentidae.

Dejando de lado a los Pichipilidae los restantes paleotentoideos se agrupan en un gran clado que tiene a “*Perulestes*” *S. mahaynaq* y *Pilchenia*, como sucesivos taxones hermanos del clado Palaeothentidae + Abderitidae.

La monofilia de Palaeothentinae + Abderitinae había sido propuesta previamente por Marshall (1980) quien sostuvo que el ancestro común de ambos grupos habría presentado los siguientes caracteres: reducción del número de incisivos a  $3/2$ , rama mandibular relativamente más corta y alta que en los Caenolestini, molares braquiodontes, cresta que une paracónido y protocónido alargada pero no cortante, oclusión sectorial compuesta por el borde posterolingual del agrandado P3 y cresta que une el paracónido y el protocónido del m1, paracónido de los m2-3 reducido y virtualmente perdido, trigónido y talónido de los m2-3 subiguales en vista oclusal y de igual altura en vista lateral; por último, cuenca del talónido poco profunda.

En este estudio, los caracteres que soportan la monofilia del clado Abderitidae + Palaeothentidae son los siguientes: hipoconúlido moderadamente desarrollado y comprimido dorsoventralmente ( $46^3$ ), paracono fuertemente reducido y coalescente con la StB ( $62^3$ ), metacono moderadamente reducido y coalescente con la StC+D ( $65^2$ ). La monofilia de Palaeothentidae + Abderitidae también fue corroborada por Goin *et al.* (MS-a-); en dicho trabajo, las sinapomorfias que soportan el agrupamiento son: rama mandibular alta, presencia de dos incisivos inferiores, desarrollo de lofos incipientes, crístida oblicua del m1 dirigida hacia el metacónido, hipoconúlido no saliente labialmente, hipoconúlido grande y en forma de disco, protocónido de los m2-3 más bajo que el para- y el metacónido y cóngulo anterobasal de los m2-4 vestigial a ausente.

### 3.4. *Pichipilidae*

Los Pichipilidae constituyen un clado poco soportado en términos en cuanto a valores de J en los cuatro análisis. Las especies que conforman este agrupamiento son: *Phonocdromus gracilis*, *Phonocdromus?* n sp. nov. A, *Phonocdromus?* sp. nov. B, *Pichipilus? halleuxi*, *Quirogalestes almagaucha*, *Pichipilus riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni*.

Seis sinapomorfias sustentan la monofilia de estas especies: cúspide principal del p3 inclinada lingualmente ( $11^1$ ), muesca de la protocristida en el m1 profunda ( $20^1$ ), entocristida de los m2-3 lingualmente cóncava ( $38^1$ ), metacono ubicado en la mitad anterior de la StC+D ( $66^1$ ), protocono y metacónulo de los M1-2 anteriormente ubicados respecto de las StB y StC+D ( $68^0$ ) y cóngulo anterior del M1 corto y estrecho ( $72^0$ ).

Una de las especies de Pichipilidae, *P? halleuxi*, es extremadamente fragmentaria siendo esto en parte la causa de la alta ambigüedad en las relaciones de las especies del grupo. La eliminación de *P? halleuxi* permitió revelar que *P. riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni* constituyen un grupo monofilético en el cual *P. centinelus* y *P. osborni* son especies hermanas derivadas respecto a *P. riggsi*. Otra parte de la ambigüedad está vinculada a la contradicción de caracteres. La eliminación de *Q. almagaucha* y *Ph.*

*gracilis* en el AS 2 (fig. 17) permitió mostrar que *Ph?* A se encuentra más cercanamente emparentada con el clado *Pichipilus* que con *Ph?* B. En los análisis 3 y 4 tres sinapomorfías soportan la monofilia de las especies *P. riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni*: paracónido y metacónido del m2 de tamaño subigual (25<sup>1</sup>), paracónido y metacónido de los m2-3 coalescentes (26<sup>2</sup>) y postparacrístida oblicua, orientada en sentido anterolabial-posterolingual (27<sup>2</sup>). Por su parte el clado *P. centinelus*+*P. osborni* está soportado por un único carácter derivado (el carácter 32<sup>1</sup>: coronas anchas en la base).

Como se señaló más arriba, bajo el conjunto de datos analizados aquí, la hipótesis de monofilia de *Phonocdromus*, *Pliolestes* y *Pichipilus* puede ser rechazada (Marshall, 1980; Marshall *et al.*, 1990; Goin *et al.*, 1994; Ortiz Jaureguizar, 1997) al tiempo que se corrobora el agrupamiento de *Pliolestes* con los Caenolestidae (Oliveira *et al.*, 1996; Abello *et al.*, 2004; Goin *et al.*, MS –a-).

Cuando Marshall (1980) reconoció la tribu Pichipilini, incluyó en ella a los géneros *Pichipilus*, *Phonocdromus* y *Pliolestes*. Dicho agrupamiento se basó en las siguientes sinapomorfías: (1) paracónido muy reducido en los m2-3; (2) cúspides del trigónido igual o sólo levemente más altas que las cúspides del talónido; (3) cuenca del talónido amplia y relativamente poco profunda y (4) presencia de cúspula posterior a la cúspide lingual del trigónido en los m1-3. De estos caracteres, sólo el segundo y el tercero fueron considerados en la filogenia que se presenta aquí. En particular el segundo carácter no fue expresado del mismo modo que lo hizo Marshall, sino que, de alguna manera, se encuentra contenido en los caracteres 38 y 40.

El paracónido de los m2-3 es reducido en todos los Paucituberculata excepto en *Stilotherium*, donde es subigual al metacónido. En relación a la diferencia de altura entre las cúspides del trigónido y talónido (*i.e.*, cúspides del trigónido más altas) aquí se consideró que éste no constituye un carácter variable e independiente entre los Paucituberculata; el único grupo que muestra una escasa diferencia de altura entre las cúspides del trigónido y talónido es la familia Abderitidae, en la cual esta morfología acompaña la formación de lofos.

En cuanto al tercer carácter, la amplitud de la cuenca del talónido está, en parte, determinada por la morfología de la entocrístida y de la crístida oblicua (véanse los caracteres 38 y 40) dos caracteres que fueron considerados aquí de manera independiente. En comparación con los Caenolestidae, los Pichipilidae tienen cuencas más amplias debido a que carecen de entocrístidas cóncavas lingualmente (lo que produce un estrechamiento de las cuencas), o de crístidas oblicuas altas en relación a las entocrístidas (las que generan cuencas profundas). La morfología de la cuenca del talónido de los Pichipilidae es así similar a la de los restantes Palaeothentoidea.

El cuarto carácter hace referencia a una cúspula presente en la cara posterior del metacónido de los molares inferiores; esta cúspula es aquí denominada “cresta posterior del metacónido” (carácter 30) y, cabe aclarar, su presencia no se ha constatado en ninguno de los especímenes referidos a *Pliolestes*. Como resultado de esta filogenia, la presencia de una cresta posterior al metacónido no constituye una sinapomorfía de los Pichipilidae sino de un grupo más inclusivo: los Palaeothentoidea.

Otra propuesta sobre las relaciones de *Pliolestes* fue avanzada por Goin *et al.* (1994); en ella se proponía, como hipótesis posible, la condición de grupos hermanos de *Pliolestes* y el clado *Phonocdromus* + *Pichipilus*. Si bien los autores incluyeron a *Pliolestes* entre los Pichipilinae (=Pichipilidae) señalaron que las relaciones entre los miembros de la subfamilia aún distaban de ser claras.

La monofilia de *Phonocdromus*, *Pichipilus* y *Pliolestes* también fue sostenida por Ortiz Jaureguizar (1997). En dicho trabajo se mencionaron como sinapomorfias de los Pichipilidae las consideradas previamente por Marshall (1980; excepto la primera), más cinco nuevos caracteres: cúngulos anterobasales ligeramente ensanchados, trigónidos ligeramente más estrechos que los talónidos, cúspides linguales igual o más altas que las labiales, paracónido y metacónido poco coalescentes y protocónido de igual altura o más bajo que el metacónido.

Al igual que en el análisis de Ortiz Jaureguizar (1997) aquí también se corroboró la monofilia de *P. riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni*, aunque en base a distintos caracteres y logrando una total resolución de las relaciones entre las tres especies. La monofilia de las especies de *Pichipilus* (excepto *P? halleuxi*) también fue sostenida por Marshall y Pascual (1977), pero estos autores realizaron sus inferencias asumiendo solo cambios anagenéticos entre las tres. Bajo un modelo evolucionista y asumiendo cambios anagenéticos, *P. riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni* constituirían especies sucesivamente más derivadas. En el contexto teórico en el que aquí se han analizado las relaciones de parentesco, los resultados del análisis (cladogramas) pueden ser interpretados como grados de cercanía filogenética y, por lo tanto también, como relaciones de ancestro-descendiente (Platnick, 1977); sin embargo, las hipótesis de relaciones ancestro-descendiente no pueden ser testeadas en el mismo contexto metodológico en el cual son testeables las relaciones cladísticas. En conclusión, a partir de los resultados de este análisis se propone como hipótesis que *P. osborni* y *P. centinelus* están más cercanamente emparentadas entre sí que lo que ellas lo están con *P. riggsi*.

Los resultados de este análisis contradicen la hipótesis previa que sostuvo una estrecha cercanía filogenética entre *P? halleuxi* y *Pliolestes* (Marshall, 1990; Ortiz Jaureguizar, 1997). El carácter que según Marshall (1990) compartirían ambas especies sería la mayor altura proporcional de la cara labial del m1 (comparada con la altura de la cara labial del m1 de las restantes especies de *Pichipilus*). Por su parte, Ortiz Jaureguizar (1997) realizó un análisis filogenético en el que consideró los caracteres dados por Marshall (1980) y Marshall *et al.* (1990), además de una serie de caracteres propios: el escaso desarrollo del entocónido (Car. 4<sup>1</sup>) y la menor altura del metacónido en relación al paracónido en el m1 (Car. 8<sup>1</sup>). Estos resultaron rasgos derivados compartidos por ambas especies. Como se discute más adelante (capítulo VI, 1.3.1.1.), la menor altura del metacónido del m1 de *P? halleuxi* se debe al efecto del desgaste; en *Pliolestes*, en cambio, no se observa una menor altura del metacónido respecto del paracónido, siendo sus alturas subiguales. En relación a la morfología del entocónido y sus crístidas, éstas fue discutida en detalle en los caracteres 36 a 38 del análisis de caracteres (capítulo V, 1.3). *Pliolestes* carece de postentocrístida (presente en *P? halleuxi*) y la entocrístida, cóncava lingualmente, presenta la

misma morfología que los restantes cenoléstidos; *P.? halleuxi*, en cambio, presenta una entocrístida cóncava labialmente, un estado presente en los Pichipilidae y la mayoría de los paleotentoideos.

Como se mencionó más arriba, *Pliolestes* constituye un Caenolestidae cercanamente emparentado con las especies vivientes. *P.?halleuxi* es una especie conocida por restos fragmentarios, lo que impidió la determinación de muchos estados de carácter, que resultaron así no comparables. Es por ello que, en virtud de los presentes resultados, se puede afirmar que esta especie es efectivamente referible a los Pichipilidae, si bien resultan aún inciertas sus más cercanas relaciones filogenéticas con el resto de los representantes del grupo.

Las relaciones filogenéticas entre *P. gracilis*, *Ph. B*, *Ph. A* y *Quirogalestes* también permanecen irresueltas. Los resultados del *agreement subtree* 2 indican que una hipótesis posible, aunque no soportada por los resultados actuales, es el parentesco más cercano de *Ph. A* con el clado *Pichipilus*. La asignación taxonómica de las nuevas especies de Pichipilidae son discutidas en la sección Sistemática (capítulo VI, 1.3.1).

### 3.5. *Perulestes*, *Sasawatsu* y *Pilchenia*

El grupo hermano de los Pichipilidae es un gran clado que se encuentra poco soportado por valores de J. Su monofilia está dada por dos sinapomorfías: paracónido del m2 muy reducido con relación al metacónido (25<sup>2</sup>) y metacónulo de los M1-2 más alto que el protocono (58<sup>2</sup>).

Este clado presenta tres taxones basales que se describen a continuación:

“*Perulestes*”. En este género se han reconocido dos especies *P. cardichi* y *P. fraileyi* (Goin y Candela, 2004); en ninguno de los análisis realizados aquí dichas especies se han resuelto como un grupo monofilético. Ambas se ubican en la tricotomía basal del grupo hermano de los Pichipilidae y, como se mencionó más arriba, la ambigüedad en la base de este clado se debe a las características inestables de *P.?fraileyi*.

*Sasawatsu mahaynaq*. Esta especie se agrupa con los restantes paleotentoideos por la presencia de coronas de los molares inferiores basalmente anchas (32<sup>1</sup>) y cíngulos anterobasales vestigiales (33<sup>4</sup>).

*Pilchenia*. Este taxón constituye el grupo hermano de Palaeothentidae + Abderitidae. La sinapomorfía que justifica esta agrupación es la 35<sup>0</sup>: hipocónido moderadamente desarrollado, poco saliente y no comprimido anteroposteriormente. Las especies de *Pilchenia* se resolvieron como un grupo monofilético en los cuatro análisis. Cuando los caracteres fueron pesados, los caracteres derivados compartidos fueron la presencia de crestas linguales anteriores del p3 (10<sup>1</sup>) y el paracónido del m1 moderadamente desarrollado (16<sup>2</sup>). En los análisis 1 y 3 (igualmente pesado) la monofilia sólo quedó justificada por el último estado de carácter mencionado. Una sinapomorfía ambigua para el grupo es la morfología robusta de la cresta anterior del m1 (19<sup>0</sup>) conocida para todas las especies excepto *P. intermedia*. *P. boliviensis* es la especie basal al clado *P. lucina* (*P. intermedia* + *P. antiqua*). Dos sinapomorfías reúnen a *P. lucina*, *P. intermedia* y *P. antiqua*: 14<sup>2</sup>, protocónido muy retrasado y para- y

metacónido relativamente próximos y 54<sup>1</sup>, presencia de cresta lingual en el P3. *P. antiqua* y *P. intermedia* forman un clado terminal soportado por el estado de carácter 58<sup>3</sup>: protocono y metacónulo de los M1-2 ubicados a la misma altura.

### 3.6. *Abderitidae*

Los Abderitidae constituyen el grupo hermano de los Palaeothentidae. La monofilia de ambos grupos se basa en los siguientes caracteres derivados compartidos: hipoconúlido moderadamente desarrollado y comprimido dorsoventralmente (46<sup>3</sup>), paracono fuertemente reducido y coalescente con la StB (62<sup>3</sup>) y metacono fuertemente reducido y coalescente con la StC+D (65<sup>2</sup>).

En este trabajo se corroboraron las siguientes hipótesis previas acerca de los Abderitidae:

#### 1. *La monofilia de Parabderites, Abderites y Pitheculites* (Marshall, 1976, 1980; Ortiz Jaureguizar, 2003)

La monofilia de los Abderitidae está sustentada por los siguientes caracteres derivados compartidos: paracónido, protocónido y metacónido del m1 alineados (14<sup>5</sup>), presencia de una cúspide anterolabial del trigónido de los m2-3 (28<sup>1</sup>), muesca de la protocristida en el m2 poco desarrollada (29<sup>1</sup>), ausencia de cíngulo lingual del P3 (51<sup>1</sup>), presencia de crestas linguales en el P3 (54<sup>1</sup>) y presencia de lofos desarrollados (69<sup>1</sup>).

Marshall (1976) sostuvo la monofilia de los tres géneros, pero también sugirió la posibilidad de un origen polifilético del grupo. La duda principal se centró en las más cercanas relaciones filogenéticas de *Parabderites*, ya sea formando un grupo monofilético con *Abderites* + *Pitheculites* o con los Palaeothentinae; en un marco de reconstrucción filogenética evolucionista, y aunque lo consideró poco probable, también sostuvo la posibilidad del surgimiento independiente de *Parabderites*, abderitinos y paleotentinos a partir de un *stock* basal cenolestino.

Posteriormente, Marshall (1980) propuso la monofilia de los tres géneros sobre la base de las siguientes sinapomorfias: (1) p2 unirradicado, (2) molares bunolofodontes, (3) “cónulo intermedio” (metacono) ausente, (4) trigónido del m1 cortante con borde aserrado y muy elevado respecto de la hilera dentaria y (5) ausencia de metacono en el m1.

Tal como fueron formulados por Marshall (1980) sólo el segundo carácter, molares bunolofodontes, resultó en este análisis una sinapomorfia de los Abderitidae. Los restantes caracteres son discutidos en detalle más adelante en los comentarios sobre la diagnosis que de esta familia hizo Marshall (capítulo VI, 1.3.6.). Merece señalarse que se corroboraron como sinapomorfias los caracteres 2 y 4; este último fue de alguna manera considerado en este análisis, expresado en el carácter 14<sup>5</sup> como alineamiento de las cúspides del trigónido. En los abderítidos, la morfología cortante plagiaulacoidea del m1 es el resultado del alineamiento de protocónido, el paracónido y el metacónido, conjuntamente con su compresión labiolingual.



2. Las relaciones de parentesco entre *Parabderites*, *Abderites* y *Pitheculites* dada por Marshall (1976, 1980) y Ortiz Jaureguizar (2003)

Este trabajo corroboró las hipótesis previas acerca de las relaciones de los tres géneros incluidos en la familia. La propuesta original de Marshall (1976) sostuvo que *Abderites* y *Pitheculites* están más cercanamente emparentados entre sí que lo que estos dos géneros lo están con *Parabderites* (véase también Ortiz Jaureguizar, 2003).

En este trabajo los caracteres que soportan la monofilia de *Abderites* + *Pitheculites* son los siguientes: p3 reducido ( $6^1$ ), extremo anterior del dentario proyectado dorsalmente ( $3^1$ ), ausencia de cúspide anterobasal del p3 ( $8^0$ ), P3 hipertrofiado ( $49^1$ ), presencia de costillas labiales en el P3 ( $53^1$ ), presencia de cúspide parastilar en el M2 ( $70^0$ ), cíngulo anterior del M1 largo y ancho, extremo lingual en la superficie oclusal ( $72^3$ ) y raíz anterolabial del M1 comprimida anteroposteriamente ( $75^1$ ).

En su arreglo taxonómico, Marshall (1980) creó dos tribus para los Abderitinae: Parabderitini, incluyendo a *Parabderites* y Abderitini, incluyendo a *Abderites* y *Pitheculites*. En el cladograma presentado por Marshall (1980, fig. 36) los caracteres derivados compartidos por *Abderites* y *Pitheculites* fueron los siguientes: (1) rama mandibular relativamente corta y alta (2) p3 pequeño, unirradicado y stiliforme ubicado en una muesca en el borde anterobasal del m1, (3) presencia de una cúspula anterior al paracono de los M2-3, (4) M1 cortante, (5) trigónido del m1 muy grande, cortante y de borde aserrado, talónido muy reducido, sectoriales  $M \frac{1}{1}$  y (6) áreas del trigónido y talónido típicamente poco diferenciadas.

En cuanto al carácter 1 de Marshall (1980), éste fue discutido en la sección morfometría. Del carácter 2 aquí se consideró su tamaño (reducido) y la cantidad de raíces como caracteres independientes; en *Abderites* el p3 es unirradicado, mientras que los nuevos ejemplares de *Pitheculites* permitieron conocer la dentición antemolar de esta especie y determinar que el p3 es birradicado. Por lo tanto, sólo la reducción del p3 constituye una sinapomorfia de *Abderites* + *Pitheculites*.

En relación al carácter 3, aquí se interpretó que la cúspula anterior al paracono del M3 es en realidad una cúspide parastilar anterior a la StB del M2. La distribución de este carácter demostró que la presencia de esta cúspide constituye una sinapomorfia de *Abderites* + *Pitheculites*, y que fue adquirida independientemente en *P. cardichi*. La ausencia de esta cúspide constituye una sinapomorfia de los Paucituberculata no basales.

En cuanto al carácter 4 el P3 (=M1 de Marshall) hipertrofiado resultó una sinapomorfia de *Abderites* + *Pitheculites*; en estos taxones el P3 es, asimismo, cortante. En cuanto al carácter 5 (discutido también en el capítulo VI, 1.3.6.) se interpreta aquí que los antagonistas sectoriales en la dentición de los abderítidos son el P3 y el trigónido del m1.

Finalmente, sobre el carácter 6 aquí se consideró que los trigónidos y talónidos se encuentran bien diferenciados, manteniendo todas las estructuras típicas de los paleotentoideos.

La filogenia presentada por Ortiz Jaureguizar (2003) incluyó los tres géneros considerados aquí aunque, en el caso de *Abderites* con una composición de especies distinta (véase capítulo VI, 1.3.6.1). Sus

resultados corroboraron las hipótesis de Marshall (1976,1980). Según éstos, la mayor cercanía filogenética de *Pitheculites* y *Abderites* está sustentada por los siguientes caracteres: rama mandibular robusta, p3 pequeño, estiliforme y alojado en una cavidad del m1, talónido del m1 reducido, m2-4 cortos y anchos y cúspides labiales de los M2-3 no reducidas.

### 3. La monofilia de las especies reconocidas dentro de cada género (Marshall, 1980; Marshall, 1976; Ortiz Jaureguizar, 2003)

Tres especies conforman el género *Pitheculites*: *P. minimus*, *P. rothi* y *P. chenche*. Dos sinapomorfías soportan la monofilia de estas especies: hipocónido pequeño y comprimido anteroposteriormente (35<sup>2</sup>) y crístida oblicua de los m2-3 corta, con el borde oclusal redondeado (44<sup>1</sup>). En este análisis, las especies de *Pitheculites* forman una tricotomía; las politomías terminales pueden ser interpretadas de diferente manera: por un lado, como resultado de la ausencia de resolución; por el otro, como una afirmación de especiación múltiple (Maddison, 1989; Wilkinson, 1994). Si se asume la primera interpretación, los resultados de este análisis admiten como posibles resoluciones la hipótesis de mayor proximidad filogenética entre *P. minimus* y *P. chenche* (Dumont y Bown, 1997; Ortiz Jaureguizar, 2003) o, alternativamente, el carácter más derivado de *P. rothi* respecto de *P. minimus* (Marshall, 1990) de constituir *P. rothi* y *P. chenche* grupos hermanos.

Tres especies conforman el género *Abderites*: *A. crispus*, *A. meridionalis* y *A. araucanianus*. La monofilia de estas especies está dada por el carácter derivado compartido de ausencia de metacono en los M1-2 (64<sup>1</sup>). Marshall (1976) había señalado a *A. crispus* como ancestro de *A. meridionalis*. En el contexto teórico que aquí se analizan las relaciones de parentesco entre estas especies se concluye que *A. crispus* constituye el taxón hermano de *A. meridionalis* + *A. araucanianus*; estas relaciones son, por lo tanto, compatibles con la propuesta de Marshall (1980). El clado *A. meridionalis* + *A. araucanianus* se basa en la ausencia de paracónido en el m2 (24<sup>1</sup>).

Dos especies conforman el género *Parabderites*: *P. minusculus* y *P. bicrispatus*. La monofilia de estas especies sólo se recuperó en los análisis 3 y 4, en los que estuvo sustentada por una única sinapomorfía: presencia de crestas linguales en el p3 (10<sup>1</sup>). Una sinapomorfía ambigua para este clado es el tamaño reducido de la cresta anterior del m1 (19<sup>2</sup>).

La hipótesis de monofilia de las especies del género es equivalente a la propuesta de Marshall (1980) de monofilia de los Parabderitinae; dicho clado estaría sustentado, según ese autor, por los siguientes caracteres: (1) p3 grande, birradiculado y cortante, (2) sectoriales P3(?)/p<sub>3</sub>-m<sub>1</sub> y (3) p2 separado del p3 por un diastema. En el caso del carácter 1 la presencia de un p3 grande y birradiculado constituye un carácter plesiomorfo para el género. El carácter 2, como se discute más adelante (véanse capítulo VI, 1.3.6), está expresado en varios de los caracteres que se incluyeron en esta filogenia. Finalmente, el carácter 3 también es discutido más adelante (véanse los comentarios en el capítulo VI, punto 1.3.6). Este último carácter es sólo verificable en *P. bicrispatus*, en el que se constató la presencia de un diastema entre el p2 y p3 (véase el carácter 4 de este estudio).

### 3.7. *Palaeothentidae*

Los Palaeothentidae constituyen un agrupamiento escasamente soportado en los cuatro análisis. En los análisis 2 y 4, se reconocen en él los grupos hermanos Palaeothentinae y Decastinae (= Acdestinae, Bown y Fleagle, 1993), un clado que tiene como grupo hermano a *C. chubutensis*. La monofilia de Palaeothentinae + Decastinae está dada por el carácter curvo de la entocrístida en el m3 y recta en el m2 (38<sup>3</sup>).

En el análisis 1 la monofilia de los Palaeothentidae está sustentada por las siguientes sinapomorfias: tamaño reducido del paracónido del m1 (16<sup>0</sup>), ausencia de paracónido en el m2 (24<sup>1</sup>), postparacrístida del m2 orientada de manera oblicua, anterolabial-posterolingual (27<sup>2</sup>), entocrístida de los m2-3 cóncava lingualmente (38<sup>1</sup>), metacono ubicado en la mitad anterior de la StC+D (66<sup>1</sup>) y presencia de cúspide premetaconular en el M1 (74<sup>1</sup>). En los resultados del análisis 3 se mantienen como sinapomorfias los caracteres del análisis 1 y se suma el 43<sup>0</sup>: crístida oblicua del m2 dirigida hacia la muesca de la protocrístida. Las sinapomorfias ambiguas presentes en los cuatro análisis son las siguientes: morfología moderadamente desarrollada de la cresta anterior del m1 (19<sup>1</sup>), ausencia de paracono en el m2 (24<sup>1</sup>) (estos dos estados de carácter están presentes en todos los paleoténtidos, excepto en el taxón basal *C. chubutensis*, donde es no comparable); metacono ubicado en la mitad anterior de la StC+D (66<sup>1</sup>) y presencia de una cúspide premetaconular en el M1 (74<sup>1</sup>). Estos últimos constituyen dos estados de carácter que, al igual que los anteriores, son no comparables en *C. chubutensis* pero están presentes en la casi totalidad de los paleoténtidos.

En las corridas con pesado de caracteres (análisis 2 y 4) sólo se mantiene, como sinapomorfia no ambigua, el estado de carácter 27<sup>2</sup>. Los caracteres 24<sup>1</sup>, 66<sup>1</sup> y 74<sup>1</sup> resultaron sinapomorfias ambiguas debido a que se desconocen los estados de carácter en el taxón basal *C. chubutensis*. Los restantes caracteres se distribuyen como sinapomorfias de clados menos inclusivos: 16<sup>0</sup> en *P. primus* + *Palaeothentes*, 38<sup>1</sup> y 43<sup>0</sup> en *Palaeothentes* (véase más adelante).

La monofilia de los Palaeothentidae *sensu* Marshall (1980), Marshall *et al.* (1990) y Bown y Fleagle (1993) nunca fue puesta en duda. Sin embargo, los resultados de este trabajo muestran que los Palaeothentidae no son un grupo monofilético si se incluyen en él a *P. lucina* y *P. boliviensis*. Esto se debe a que, como se detalló más arriba, *P. lucina* y *P. boliviensis* forman parte de un clado basal a los Palaeothentidae tal como se los entiende aquí (*i.e.*, el clado *C. chubutensis* [Palaeothentinae + Decastinae]).

La monofilia de los Palaeothentidae según Marshall (1980) está sustentada por los siguientes caracteres derivados: (1) p2 unirradiculados en algunas formas, (2) p3 en algunas formas pequeño, unirradicado y de altura menor a la mitad de la altura del m1, (3) pérdida, en algunas formas, de “cónulo intermedio” y (4) P3 grande con una superficie de corte posterolingual.

En ninguno de los análisis estos caracteres resultaron sinapomorfías de los Palaeothentidae. Por un lado, el carácter 1 no fue incluido debido a los problemas en el establecimiento de la homología dentaria antemolar. Por el otro, la reducción del p3, como se discutirá más adelante, resultó una sinapomorfía de los Decastinae y la presencia de metacono (“cónulo intermedio) y de un P3 no hipertrofiado fue verificada en todos los paleoténtidos, constituyendo así estados de carácter plesiomorfos.

Para Bown y Fleagle (1993) los caracteres derivados compartidos por los Palaeothentidae fueron los siguientes: (1) protocristida confluyente con la cristida oblicua en el metacónido (o, si la protocristida no está unida al metacónido, terminando anteriormente en una equivalente posición lingual), (2) M2-4/m2-4 cada uno apreciablemente más pequeño que el M1/m1 respectivamente y de tamaño sucesivamente más pequeño desde el primero al último. Estos caracteres, tal como fueron formulados, no fueron considerados en este estudio. El primero de ellos fue discutido en relación con el carácter 21 de este trabajo. Allí se señalaba que la unión de la protocristida al metacónido es un rasgo presente en todos los taxones analizados excepto en *T. rothi*, constituyendo así una autapomorfía de esta especie. El segundo fue analizado en el capítulo IV.

Bown y Fleagle (1993) consideraron a *Hondathentes cazador* el taxón basal a los Adestinae + Palaeothentinae. Como se explicó anteriormente (capítulo V, 1.2.) esta especie no fue incluida en el análisis, por lo que no se pudo testear la hipótesis acerca de sus relaciones de parentesco. En consecuencia, se puede considerar aquí otro carácter derivado que estos autores mencionaron como compartido entre Adestinae y Palaeothentinae: paracristida muy oblicua. Este rasgo fue discutido en el carácter 14 de este estudio. Allí se hizo referencia a que la orientación de la paracristida está determinada por la posición relativa de los para y metacónidos, por lo que el carácter oblicuo de esta cristida está contemplado en el carácter 14 de este análisis. Dada la distribución de los estados del carácter 14, el 14<sup>3</sup> resultó una sinapomorfía ambigua del clado Pilchenia (Palaeothentidae + Abderitidae). El 14<sup>3</sup>, metacónido muy retrasado en relación al protocónido, para y metacónido muy separados, indica que una paracristida larga es una posible sinapomorfía de un clado más inclusivo y que resulta entonces un rasgo plesiomorfo para los Palaeothentidae.

### **3.8. Palaeothentinae**

A partir de los resultados de este trabajo se definió al clado Palaeothentinae como el agrupamiento que incluye a *P. primus*, *P. pascuali*, *P. minutus*, *P. marshalli*, *P. migueli*, *P. intermedius*, *P. lemoinei* y *P. aratae*.

Este clado sólo se recuperó en las corridas con pesado de caracteres (figs. 13 y 15). En ellas, dos caracteres sustentan el agrupamiento: paracónido del m1 reducido (16<sup>0</sup>) y escasa diferencia en ancho entre la base de la corona y las cúspides (32<sup>0</sup>). El carácter 16 tiene menos orígenes independientes en los análisis 2 y 4 que en los 1 y 3; en estos últimos, el estado de carácter 16<sup>0</sup> resultó una sinapomorfía de los Palaeothentidae. En cuanto al carácter 32, su resolución permanece ambigua en el nodo que define a los

Palaeothentidae. En los análisis con peso de caracteres, el estado de carácter 32<sup>0</sup> aparece dos veces en el contexto de los Palaeothentidae: en *T. rothi* y en los Palaeothentinae; en este último clado revierte al estado 32<sup>1</sup> en *P. lemoinei* y *P. aratae*.

Dentro de los paleotentininos, *P. primus* se resolvió como el taxón hermano plesiomorfo del clado *Palaeothentes*. Las especies incluidas en la politomía de *Palaeothentes* son las siguientes: *P. pascuali*, *P. minutus*, *P. marshalli*, *P. migueli*, *P. intermedius*, *P. lemoinei* y *P. aratae*. Los caracteres que sustentan su monofilia son los siguientes: entocrístidas curvas lingualmente en los m2-3 (38<sup>1</sup>) y crístida oblicua dirigida hacia la muesca de la protocristida (43<sup>0</sup>). El carácter 38 tiene un largo de siete pasos en el análisis 1 y 3 y el estado de carácter 38<sup>1</sup> se resuelve como una sinapomorfía de los Palaeothentidae mientras que en las corridas pesadas el carácter presenta sólo dos originaciones independientes y el ese estado de carácter 38<sup>1</sup> pasa a ser una sinapomorfía de *Palaeothentes*. El carácter 43 presenta un largo de cinco pasos en los análisis 1 y 3 y el estado de carácter 43<sup>0</sup> resulta una sinapomorfía de Palaeothentidae; en los análisis 2 y 4, en cambio, el carácter tiene tres orígenes independientes menos y el estado de carácter 43<sup>0</sup> resultó una sinapomorfía de *Palaeothentes*, habiéndose originado independientemente en *P. antiqua*. El estado de carácter 43<sup>1</sup> resultó entonces un carácter plesiomórfico para el resto de los taxones.

Marshall (1980) reconoció sólo dos géneros de Palaeothentidae: *Palaeothentes* y *Acdestis*. En cuanto a la cladística de las especies de *Palaeothentes* propuesta por Marshall (1980, fig. 35) a continuación se discuten algunas de sus implicaciones en relación a los resultados de los análisis 2 y 4 de este trabajo:

- (a) *P. lucina* y *P. lemoinei* forman un linaje en el cual *P. lucina* es la especie ancestral.
- (b) *P. boliviensis* y *P. chubutensis* (= *C. chubutensis*) comparten un ancestro común más reciente que con las restantes especies del género.
- (c) *P. minutus* es la especie más generalizada de la familia.
- (d) *P. chubutensis* es el ancestro de *P. aratae*.
- (e) *P. primus* y *P. intermedius* forman un linaje en el cual *P. primus* es la especie ancestral.

Como se señaló más arriba, ni *P. lucina* ni *P. boliviensis* se encuentran cercanamente emparentados con ninguna especie de *Palaeothentes* ni de *Carlothentes*, por lo que los resultados de este estudio permiten rechazar las propuestas (a) y (b). En cuanto a la propuesta (c), los resultados presentados aquí indican que, en el contexto de los Palaeothentidae la especie más plesiomorfa es *C. chubutensis* mientras que en el de los Palaeothentinae lo es *P. primus*. Así, la condición primitiva de *P. minutus* no encuentra sustento en este estudio. En relación con las propuestas (d) y (e), si bien aquí no se puede testear la condición de especies ancestrales de *P. chubutensis* y *P. primus* respecto de *P. aratae* y *P. intermedius* respectivamente, se puede afirmar que el cladograma de consenso estricto de los análisis 2 y 4 no es compatible con estas propuestas.

Según la filogenia propuesta por Bown y Fleagle (1993, fig. 42) los Palaeothentinae estarían conformados por tres clados principales: *C. chubutensis*, *P. lucina* y *Palaeothentes*, siendo estos dos

últimos grupos hermanos. Como ya fue mencionado, los resultados de los análisis 2 y 4 muestran que *P. lucina* forma parte de un clado más basal dentro de los paleotentoideos y que *C. chubutensis* constituye el grupo hermano de Palaeothentinae + Decastinae. En consecuencia, dicha hipótesis es contradicha por el presente estudio. En cuanto a *Palaeothentes*, la filogenia de Bown y Fleagle (1993) implica varias propuestas que, en relación con los resultados de los análisis 2 y 4, se discuten a continuación:

- (a) *P. boliviensis* (*P. primus* + *P. aratae*)
- (b) *P. intermedius* (*P. marshalli* + *P. migueli*)
- (c) *P. lemoinei* (*P. minutus* + *P. pascuali*)
- (d) los clados b y c son monofiléticos

De las cuatro afirmaciones sólo la primera ha sido contradicha por los resultados de los análisis 2 y 4. En ellos, *P. boliviensis* forma parte de un clado basal junto con *P. lucina* y *P. primus* resultó el grupo hermano de *Palaeothentes*. Las tres restantes (b, c y d) son resoluciones posibles de la politomía conformada por las especies de *Palaeothentes*; por lo tanto, los resultados actuales son consistentes con esas propuestas previas.

El único carácter que según Bown y Fleagle (1993) soportaba el agrupamiento de *C. chubutensis*, *P. lucina* y *Palaeothentes* era la presencia de una constricción vespiforme marcada entre trigónido y talónido. Esta morfología de los molares inferiores fue discutida aquí en relación con los caracteres 38 (forma de la entocrístida) y 43 (orientación de la crístida oblicua) del presente análisis. Lo que mencionaron Bown y Fleagle como “constricción vespiforme” más o menos marcada es considerado aquí el producto de la morfología de la entocrístida y de la crístida oblicua, dos caracteres considerados independientes. La presencia de una crístida oblicua unida distalmente a la muesca de la protocristida (estado de carácter 43<sup>0</sup>) y de entocrístidas curvadas labialmente (estado de carácter 38<sup>1</sup>) se constata en el clado *Palaeothentes*; por lo tanto, la presencia de una “constricción vespiforme” marcada es un rasgo derivado compartido sólo por las especies de *Palaeothentes* y no por los Palaeothentinae. Cabe aclarar que *P. lucina* presenta una crístida oblicua unida a la muesca de la protocristida, pero que la morfología de la entocrístida no pudo ser determinada y permaneció como un carácter no comparable.

### 3.9. Decastinae

Los Decastinae (=Acdestinae Bown y Fleagle, 1993) fueron recuperados como un clado en todos los análisis excepto en el análisis 1 (matriz total con igual peso de caracteres). En todos ellos se generó un agrupamiento fuertemente soportado.

Como resultado del análisis 2 los Decastinae quedaron conformados por las especies *A. owenii*, *A. spegazzinii*, *A. maddeni*, *T. pinturinus*, *T. rothi*, *T. simpsoni* y *A. bonapartei*.

Como resultado del análisis 3 la monofilia de los Decastinae quedó sustentada por los siguientes estados de carácter: p3 reducido (6<sup>1</sup>), ausencia de cúspide anterobasal del p3 (8<sup>0</sup>), metacónido del m1 muy

retrasado en relación al protocónido y para y metacónido muy separados (14<sup>4</sup>), paracónido muy reducido (16<sup>1</sup>), paracónido y protocónido del m1 de igual altura (17<sup>1</sup>), carácter curvo de la entocrístida en el m3 y recta en el m2 (38<sup>3</sup>), crístida oblicua dirigida hacia un ponto labial a la aprotocrístida (43<sup>1</sup>), protocono de los M1-2 posterior a la StB y metacónulo a la misma altura que la StC+D (68<sup>2</sup>) y cingulo anterior del M1 largo y ancho, con el extremo lingual ubicado en la base del protocono (72<sup>2</sup>).

Los resultados de los análisis 2 y 4 difieren del 3 por la ausencia de las sinapomorfías 16<sup>1</sup> (paracónido muy reducido), 38<sup>3</sup> (entocrístida curva en el m3 y recta en el m2), y 43<sup>1</sup> (crístida oblicua dirigida hacia un punto labial a la aprotocrístida). Estas diferencias reflejan el efecto del pesado de caracteres. En el análisis 3, el carácter 16 tiene cinco pasos; el paracónido muy reducido (16<sup>1</sup>) aparece dos veces en la filogenia, una primera aparición como sinapomorfía de los Paucituberculata no basales, y una segunda como sinapomorfía de los Decastinae. En las corridas pesadas el carácter 16 tiene un paso menos; el estado de carácter 16<sup>1</sup> aparece una única vez en la filogenia de los Paucituberculata como sinapomorfía de los Paucituberculata no basales y su presencia en los Decastinae resulta así un carácter plesiomorfo. A su vez, en esta reconstrucción el estado 16<sup>0</sup> resultó una sinapomorfía de *P. primus* + *Palaeothentes*. El carácter 38 en el análisis 3 resultó un carácter homoplásico de siete pasos de largo, apareciendo el estado de carácter 38<sup>3</sup> como una sinapomorfía del clado Decastinae y una autapomorfía de *P. primus*. El pesado de caracteres tuvo el efecto de reducir el número de pasos a cuatro, mientras que el estado de carácter 38<sup>3</sup> apareció una única vez resultando una sinapomorfía de un clado más inclusivo (Decastinae + Palaeothentinae). De esta manera, el estado de carácter 38<sup>3</sup> es plesiomorfo para los decastinos. Algo similar ocurre con el carácter 43; el largo del carácter es de cinco pasos en el análisis 3 y el estado de carácter 43<sup>1</sup> aparece como una sinapomorfía de los Decastinae y autapomorfías de *C. chubutensis* y *P. primus*. El pesado produjo que este carácter tuviera sólo dos pasos en los análisis 2 y 4; en consecuencia, el estado de carácter 43<sup>0</sup> resultó una sinapomorfía de *Palaeothentes* y una autapomorfía de *P. antiqua*, mientras que para los Decastinae el estado de carácter 43<sup>1</sup> constituyó un rasgo plesiomorfo.

Los resultados de los análisis 2 y 4 difieren entre sí sólo por la distribución de las sinapomorfías de los Decastinae; esto es consecuencia del efecto producido por la eliminación de *A. maddeni*, *A. owenii* y *A. bonapartei* en el análisis 4. En el análisis 4 los Decastinae están sustentados por dos caracteres menos que en el análisis 2: ausencia de cresta posterior al metacónido en los molares inferiores (30<sup>0</sup>) y P3 ensanchado en su porción media (48<sup>2</sup>). En el análisis 2 la ausencia de cresta posterior al metacónido (30<sup>0</sup>) resultó un rasgo derivado para los Decastinae, mientras que la presencia de cresta posterior al metacónido (30<sup>1</sup>) una autapomorfía para *T. pinturinus* y *T. simpsoni*. Al eliminarse *T. pinturinus* y *T. simpsoni* en el análisis 4, el estado de carácter 30<sup>0</sup> resultó una sinapomorfía de *A. spegazzinii* + *T. rothi*, mientras que el estado de carácter 30<sup>1</sup> resultó un rasgo plesiomorfo para los acdestinos. En cuanto al carácter 48, en el análisis 2 el estado 48<sup>2</sup> resultó una sinapomorfía de los Decastinae, estando presente en *A. owenii*, *A. spegazzini* y *A. maddeni*. La eliminación de *A. owenii* y *A. maddeni* en el análisis 4 produjo que el carácter fuera sólo comparable en *A. spegazzinii* y, por lo tanto, se tornara ambigua la resolución del mismo para los Decastinae.

Al momento en que Marshall (1980) realizó su revisión de los “Caenolestidae” (=Paucituberculata) solo se reconocían dos especies de Adestinae *sensu* Bown y Fleagle (1993): *A. owenii* y *A. praecursor* (= *Adestoides praecursor* Bown y Fleagle, 1993) mientras que en la revisión de estos últimos autores se reconocieron tres más: *A. leimairi* (= *A. spegazzinii* de este trabajo), *A. bonapartei* y *T. rothi*. Como se mencionó previamente (capítulo V, 1.2.), *A. praecursor* no fue incluido en el análisis, por lo que la discusión de los adestinos se restringirá aquí a las especies tratadas por Bown y Fleagle más *T. pinturinus* y *T. simpsoni* Rae *et al.*, 1996.

*T. simpsoni* fue dado a conocer como un miembro de los Palaeothentinae. Sus más cercanas relaciones de parentesco fueron postuladas entonces con *P. aratae* y *P. primus*. Esas dos especies más *T. simpsoni* conformarían una tricotomía terminal dentro del clado Palaeothentinae (Rae *et al.*, 1996:7). Sin embargo, los resultados de este trabajo llevan a rechazar dicha hipótesis. El conocimiento de restos más completos referidos a esta especie permitió en este estudio reevaluar las relaciones filogenéticas de este taxón, considerando un conjunto más amplio de caracteres dentarios; como resultado *T. simpsoni* se agrupó con los Decastinae, una hipótesis que estuvo fuertemente sustentada en los análisis 2, 3 y 4.

La hipótesis de monofilia de *A. bonapartei*, *T. rothi*, *A. owenii* y *A. leimairi* (= *A. spegazzinii*) propuesta por Bown y Fleagle (1993) fue corroborada en este trabajo. En la filogenia presentada por estos autores (Bown y Fleagle, 1993, fig. 27) los caracteres derivados compartidos por estas especies fueron los siguientes: (1) p2 reducido o ausente, (2) p3 muy pequeño, de altura menor a la mitad de la altura del paracónido del m1, (3) pérdida de la cúspide anterobasal en el p3, (4) paracrística del m1 muy larga.

En dicha filogenia *T. rothi* constituyó el grupo hermano de los restantes adestinos y *A. owenii* + *A. leimairi* formaron un clado terminal. En relación a estas hipótesis los resultados del análisis 2 son compatibles, dado que los adestinos constituyen una politomía. En el análisis 4, en cambio, *A. spegazzinii* constituye el grupo hermano de *T. rothi* por compartir el estado de carácter 24<sup>1</sup>.

En cuanto a los rasgos derivados compartidos por *A. bonapartei*, *T. rothi*, *A. owenii* y *A. leimairi* mencionados por Bown y Fleagle (1993), la reducción o ausencia de p2 (carácter 2 de Bown y Fleagle, 1993), no fue incluido aquí y fue discutido en relación a la problemática de las homologías dentarias antemolares (capítulo II 3.1.1.); los tres rasgos restantes fueron corroborados en este estudio: p3 reducido (6<sup>1</sup>), ausencia de cúspide anterobasal del p3 (8<sup>0</sup>), metacónido del m1 muy retrasado en relación al protocónido y para y metacónido muy separados (14<sup>4</sup>).

#### 4. CONCLUSIONES

A partir de los resultados de este estudio se puede concluir que la ambigüedad en los resultados está dada, por un lado, por la ausencia de evidencia solamente, con lo cual existe equivalencia taxonómica en seis taxones; por el otro, por la combinación de caracteres contradictorios sumados a la ausencia de datos, como se desprende de los resultados de los *agreement subtree*.



La eliminación de taxones equivalentes permitió revelar las relaciones de grupos hermanos oscurecidas por dichos equivalentes. Como ejemplo de ello se cuenta la eliminación de *P. halleuxi*, la cual permitió revelar las más cercanas relaciones filogenéticas de *P. riggsi* y la eliminación de *P. pascuali*, *A. owenii*, *A. maddeni*, y *A. bonapartei*, permitiendo esclarecer el cercano parentesco entre sí de los decaestinos en el análisis 3 y de *A. spegazzinii* + *T. rothi* en el caso del análisis 4 (en este último, la monofilia de los decaestinos se obtuvo luego del pesado de los caracteres).

En todos los casos de ambigüedad, ésta podría resolverse en el futuro con un mayor conocimiento de la morfología de las especies, ya sea en relación a aquellos caracteres actualmente no comparables o, como ocurre en los taxa bien representados y completos pero inestables a causa de caracteres en conflicto, a partir del conocimiento de restos más completos que permitan incluir en el análisis filogenético otra serie de caracteres como los craneanos y postcraneanos.

Algunos autores sostuvieron que el problema de la pobre resolución en análisis que incluyen taxones extintos se debe a que, frecuentemente, estos son incompletos y poco informativos. Se han propuesto muchas estrategias para resolver este problema, entre ellas su eliminación del análisis. Sin embargo, como se demostró aquí, los taxones incompletos no necesariamente son poco informativos, ni generan relaciones ambiguas. Por ejemplo, *P. osborni* es un taxón altamente incompleto que presenta una relación de grupo hermano con *P. centinelus* con altos valores de soporte. Por el contrario, especies como *P. minutus*, *P. lemoinei* y *P. aratae*, que son altamente completas en el contexto del conjunto de caracteres analizados, mantuvieron sus relaciones poco resueltas.

Tradicionalmente fueron reconocidas tres familias de paucituberculados: Caenolestidae, Palaeothentidae y Abderitidae. Actualmente, no sólo se conocen más especies para el orden, sino que las relaciones de parentesco entre muchas de las especies reconocidas anteriormente, difiere de la sostenida hasta ahora. La evolución de los Paucituberculata incluye ahora más clados. En el modelo evolutivo sostenido por Pascual y Herrera (1973, véase también Simpson, 1944), se reconocían tres agrupamientos, los actuales Caenolestidae, Palaeothentidae y Abderitidae, que constituían grados evolutivos sucesivamente más especializados, desde los primitivos Caenolestidae hasta los más derivados Abderitidae. Marshall (1976, 1980), también consideró a los Caenolestidae el grupo más primitivo el cual habría dado origen a los Palaeothentidae y Abderitidae.

Luego del trabajo de Marshall (1980), el estudio que se presenta aquí constituye el primer análisis filogenético comprehensivo de los Paucituberculata. Como resultado los paucituberculados más primitivos ya no son los Caenolestidae sino los paucituberculata basales: *Riolestes capricornicus*, *Dracolestes lacustris*, *Dracolestes?*, *Cae. sp.* y *Evolestes hadrommatos*. Entre ellos *Dracolestes lacustris* y *Evolestes hadrommatos* son conocidos por restos más completos. El patrón molar de ambos muestran como rasgos plesiomorfos el gran desarrollo de paracono y metacono, el escaso apareamiento con las StB y StC+D, el pequeño tamaño de la StC+D y el menor desarrollo del metacónulo.

Los Caenolestidae constituyen una familia más diversa de lo sostenido previamente, ya que actualmente se incluyen en ella tres nuevas especies: *Stilotherium parvum* sp. nov., *Gaimanlestes aktites* gen. et sp. nov. y *Caenolestoides miocenicus* gen. et sp. nov.

Con relación a los Caenolestidae este estudio corroboró dos importantes hipótesis previas: la no monofilia de Pichipilinae y Caenolestinae *sensu* Marshall *et al.* (1990) y la monofilia de los Palaeothentoidea: Pichipilidae, Palaeothentidae y Abderitidae (Goin *et al.*, MS-a-).

Los Palaeothentoidea se muestran como un gran clado fuertemente soportado. En él se reconocen dos agrupamientos principales: los Pichipilidae por un lado y los Palaeothentidae + Abderitidae por el otro. Junto a los representantes de estas dos últimas familias se encuentran tres taxones basales “*Perulestes*”, *Sasawatsu* y *Pilchenia*.

Los Pichipilidae incluyen actualmente dos nuevas especies *Phonocdromus?* sp. nov. A y *Phonocdromus?* sp. nov. B.

Las especies previamente referidas a los Palaeothentidae tienen una cladística distinta a la sostenida previamente, aunque aquí, al igual que en la filogenia presentada por Bown y Fleagle (1993), se reconocen dos clados principales: Palaeothentinae y Decastinae. Las diferencias más importantes respecto a las hipótesis de relaciones propuestas previamente (Marshall, 1980; Bown y Fleagle, 1993) se centran en las más cercanas relaciones filogenéticas de *P. lucina* y *P. boliviensis*. Ambas, junto con dos especies dadas a conocer recientemente, *P. antiqua* y *P. intermedia* (Goin *et al.*, Ms-b-) conformaron un clado que resulta el grupo hermano de Palaeothentidae + Abderitidae, que fue taxonómicamente reconocido aquí como un único género: *Pilchenia*.

Al clado Decastinae, se incorporaron dos especies incluidas en un mismo género: *Titanothentes*. Su especie tipo *T. simpsoni*, había sido referida previamente a los Palaeothentinae (Rae *et al.*, 1996).

Los Abderitidae resultaron el grupo hermano de los Palaeothentidae. El clado constituido por *Parabderites bicrispatus* y *Parabderites minusculus* resultó poco soportado a diferencia del clado formado por *Pitheculites* y *Abderites*. En relación a las propuestas más recientes respecto de las relaciones entre los distintos abderítidos, este estudio ha corroborado la monofilia de las especies de *Pitheculites*, de las especies de *Abderites*, la monofilia de *Abderites* y *Pitheculites* y la monofilia de estos dos géneros y *Parabderites*.

## CAPITULO VI

### PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Infraclasse METATHERIA (Huxley, 1880)

Superorden MARSUPIALIA (Illiger, 1811, pág. 75)

1. Orden PAUCITUBERCULATA Ameghino, 1894

Paucituberculata Ameghino, 1894, pág. 332; 1898, pág. 185; Gregory, 1910, pág. 464; Ride, 1964, pág. 99 (*partim*); Kirsch, 1977b, pág. 112 (*partim*); Archer, 1984, pág. 787 (*partim*); Aplin y Archer, 1987, pág. xxi (*partim*); Marshall, Case y Woodburne, 1990, pág. 483 (*partim*); Szalay, 1993, pág. 240; Kirsch, Lapointe y Springer, 1997, pág. 244 (*partim*).

Asyndactylia Thomas, 1895b, pág. 876 (como *Non-syndactylous*, latinizado por Trouessart, 1898, pág. 1200).

Diprotodontia Osborn, 1910, pág. 517 (*partim*).

Polydolopimorphia Marshall, 1987, pág. 144 (*partim*).

Borhyaeniformes Szalay, 1982 a, pág. 631 (*partim*).

**Distribución cronológica y geográfica.** Cenozoico, América del Sur.

**Diagnosis.** Los Paucituberculata se caracterizan por la siguiente combinación de caracteres dentarios: (1) presencia de un incisivo hipertrofiado, (2) p3 ubicado parcial o totalmente por debajo del trigónido del m1, (3) muesca de la protocrístida del m1 pobremente desarrollada, (4) orientación de la postparacrístida del m2 perpendicular al eje anteroposterior del molar, (5) hipocónido de los m2-3 muy desarrollado, saliente y no comprimido en sentido anteroposterior, (6) entocónido comprimido lateralmente, (7) marcada diferencia de altura marcada entre la entocrístida y la crístida oblicua del m1, (8) mitad posterior del P3 mucho más alta que su mitad anterior, (9) cúspides StC y StD fusionadas, (10) paracono de los M1-2 reducido y coalescente con la StB, (11) centrocrista abierta con la postparacrista y premetacrista basalmente unidas a las laderas linguales de las StB y StC+D y (12) cóngulo anterior del M1 corto y ancho.

**Comentarios.** El concepto de Paucituberculata tiene una larga historia (véase capítulo I, 1), en la que distintas hipótesis de relaciones filogenéticas condujeron a reunir bajo este nombre a distintos grupos de marsupiales. Las relaciones de los paucituberculados con otros linajes de marsupiales sudamericanos fueron analizadas en una filogenia reciente a partir de la cual se definió a los

Paucituberculata como el clado que incluye a los Caenolestidae, Palaeothentidae y Abderitidae de la literatura tradicional más las especies *Riolestes capricornicus* y *Dracolestes lacustris* (Goin *et al.*, MS –a–). Dicho análisis permitió, además, contrastar las hipótesis previas sobre la pertenencia a los Paucituberculata de otros grupos de marsupiales sudamericanos como los Argyrolagidae, Groeberidae y Polydolopidae, los que actualmente son considerados representantes del orden Polydolopimorphia (*sensu* Goin y Candela 2004, véase tabla 1).

Además de los polydolopimorfios mencionados otros taxones fueron considerados cercanamente emparentados con los paucituberculados e incluidos junto a los cenolestidos, paleoténtidos y abderítidos en taxones de rango familiar o suprafamiliar: *Kollpania tiupampina* (= *Tiuclaenus minutus* Muizon y Marshall), *Zeusdelphys complicatus* y los Sternbergiinae. Sin embargo, estos taxones fueron posteriormente referidos a otros grupos de marsupiales incluso, a los euterios (Muizon y Cifelli, 2000).

Marshall *et al.* (1990) reconocieron la familia Kollpanidae para incluir a *Kollpania tiupampina* Marshall y Muizon, 1988 (Paleoceno Temprano, Edad-mamífero Tiupampense) y la incluyeron en los Caenolestoidea (véase tabla 1). Posteriormente, Kirsch *et al.* (1997) elevaron a los Kollpanidae al rango subfamiliar y los agruparon en la familia Caenolestidae (véase tabla 1). Muizon (1991) demostró que *Kollpania* y los Kollpaniidae son en realidad euterios pertenecientes a los Condylarthra. (Muizon y Cifelli, 2000).

*Zeusdelphys complicatus* Marshall, 1987 (Paleoceno Tardío, Edad-mamífero Itaboraense) fue incluida junto con *K. tiupampina* en los Caenolestoidea Kollpanidae por Marshall *et al.* (1990) y, probablemente también, en los Caenolestidae Kollpaninae por Kirsch *et al.* (1997). Mas recientemente, Goin *et al.* (1998) y Oliveira (1998) brindaron los argumentos por los cuales consideraron que *Z. complicatus* es en realidad un representante de los Didelphimorphia de asignación familiar incierta.

La subfamilia Sternbergiinae, aparentemente comprendiendo un único taxón *Carolopaulacoutoia* McKenna y Bell, 1997 (= *Sternbergia* Paula Couto, 1970), fue incluida por Szalay (1994) en los Caenolestidae (véase tabla 1). Las afinidades de *Carolopaulacoutoia* fueron posteriormente discutidas por Oliveira (1998) y Goin *et al.* (MS-a-), quienes argumentaron acerca de la pertenencia de esta especie a los Didelphimorphia y sobre su probable afinidad con los Herpetotheriidae.

Dos taxones y un espécimen que alguna vez fueron referidos a los Caenolestidae (=Paucituberculata) son: *Progarzonia notostylopense*, ?*Promysops primarius* y el ejemplar AMNH 28442. Los dos primeros son considerados actualmente marsupiales indeterminados mientras que el último un ?Paucituberculata.

El espécimen tipo de *Progarzonia notostylopense* (Ameghino 1904b, pág. 260; 1906, pág. 468), que lleva el número de colección MACN A55-14, consiste de un fragmento mandibular izquierdo con un premolar proviente de niveles casamayorenses (notostylopenses) de Patagonia (Lago Colhué-Huapi). El holotipo de *Progarzonia notostylopense* fue estudiado por Simpson (1948, 1967a)

quien interpretó que el diente preservado era homólogo al p3. Simpson (1948) había referido este ejemplar en principio a los Caenolestinae, pero posteriormente (Simpson, 1967a) dudó de dicha asignación y sostuvo que el espécimen no es identificable a ningún nivel taxonómico por debajo de clase; estas conclusiones también fueron sostenidas por Patterson y Marshall (1978). El estudio reciente de este espécimen no aportó ningún elemento de juicio que permita asignar este taxón a los Paucituberculata. En principio, la mandíbula está rota por delante y por detrás del premolar impidiendo determinar a partir de los alvéolos anteriores y posteriores el *locus* ocupado por este diente; adicionalmente, su morfología tampoco permite determinar a qué pieza es homólogo. El premolar presenta una cúspide principal moderadamente alta, no tiene cúspide anterobasal, de la cúspide principal parten dos cíngulos que se extienden hasta una pequeña cúspide posterior y el talónido es relativamente largo. En vista anterior, la mandíbula deja ver un gran espacio similar al alvéolo de un incisivo hipertrofiado, y así fue interpretado por autores previos, pero en un exámen más detallado se pudo apreciar que este espacio es en realidad el producto de la confluencia del canal alveolar con un espacio vacío, dorsal a dicho canal, resultante de la rotura de la mandíbula; por lo tanto no parece haber existido en este ejemplar ningún incisivo hipertrofiado. De lo expresado se desprende que no existen en el ejemplar caracteres que permitan inequívocamente referirlo a los Paucituberculata. Además, debido a su condición fragmentaria tampoco es posible determinar su pertenencia a algún otro grupo de marsupiales por lo que se lo considera finalmente un Marsupialia indet.

?*Promysops primarius* Ameghino 1902b, pág. 36 (= *Promysops primarius* Ameghino, 1903, pág. 85, fig. 6; 1906, fig. 209) está basado en un incisivo inferior aislado (MACN A55-10) proveniente de la Fm. Musters, Patagonia. Simpson (1948) lo refirió como un ?Caenolestidae *incertae sedis* y posteriormente (1967a) lo consideró un espécimen no identificable; en ambas ocasiones sostuvo que dicho ejemplar no corresponde a *Promysops*, el cual es un sinónimo *junior* de *Eudolops*. En este estudio el espécimen tipo no pudo ser localizado en las colecciones del MACN. Por las figuras dadas por Ameghino, se puede afirmar que probablemente constituye un incisivo hipertrofiado, pero el resto es demasiado fragmentario como para ser referido sin dudas a los Paucituberculata.

El ejemplar AMNH 28442, un m1 aislado proveniente de niveles casamayorenses de Patagonia, fue mencionado por Simpson (1948) como un probable Caenolestinae. El espécimen perdió el trigónido luego de su descripción original y el talónido fue figurado por Marshall (1980, fig. 3) y referido por este último autor como un Caenolestidae *indet.* Simpson señaló dos caracteres que podrían ser indicativos de la afinidad del AMNH 28442 con los Paucituberculata Caenolestidae: paracónido reducido e hipoconúlido pequeño y “*spurlike*”. A partir de la figura dada por Marshall se puede verificar el segundo de estos dos caracteres. Sin embargo, otros rasgos diagnósticos importantes de los Paucituberculata y en particular de los Caenolestidae son difíciles de evaluar (morfología del entocónido y entocrístida). Debido a lo expresado, la asignación del AMNH 28442 a los Paucituberculata es dudosa por lo que se optó por referirlo como ?Paucituberculata.

El concepto actual de Paucituberculata aquí propuesto incluye dos superfamilias, Caenolestoidae y Palaeothentoidea, y una serie de taxones basales que se discuten más abajo: *Riolestes capricornicus*, *Dracolestes lacustris*, *Dracolestes?*, *Evolestes hadrommatus* y una especie innominada referida previamente como “?Caenolestidae gen. et sp. indet.” (*Cae* sp.)

De los once caracteres diagnósticos dados más arriba, tres constituyen sinapomorfias ambiguas (1, 2 y 8) y ocho sinapomorfias no ambiguas (los restantes caracteres) resultantes de la filogenia realizada en este trabajo; algunos de estos caracteres fueron mencionados con anterioridad (e.g., Marshall, 1980; Goin *et al.*, MS-a-). En la primera revisión comprehensiva de los Paucituberculata extintos, posterior a los estudios de Ameghino, Marshall (1980) señalaba los siguientes rasgos diagnósticos de los Caenolestidae (=Paucituberculata): (1) tamaño pequeño; (2) fórmula dentaria  $I^{3-4}_{2-4}$ ,  $C^1_1$ ,  $P^{3}_{2-3}$ ,  $M^4_4$ ; (3) rama mandibular no fusionada a lo largo de la sínfisis; (4) proceso angular del dentario prominente y fuertemente inflexionado; (5) incisivo inferior grande, gliriforme y procumbente, con esmalte sólo en su cara externa; (6) seis o siete pequeños dientes vestigiales posteriores al incisivo hipertrofiado; (7) gran reducción de tamaño del M1 al M4, M4 reducido pero no vestigial; (8) hipocono presente en los M1-3 (grande en el M1, muy pequeño en el M3); (9) m1 modificado en diente plagiaulacoideo sectorial en algunos grupos; (10) “cónulo intermedio” en la base del metacono presente en formas tempranas generalizadas; (11) pie didáctilo; (12) presencia de vacuidades palatales; (13) ausencia de dp3 deciduo; (14) ausencia de *fasciculus aberrans*; (15) ausencia de timo superficial; (16) presencia de cuatro o cinco mamas; (17) hembras adultas sin marsupio; (18) presencia de huesos epipúbicos; (19) esperma pareado; (20) esperma de forma rectangular y (21) número diploide de cromosomas  $2n=14$ .

Entre ellos, los caracteres 14 a 17 y 19 a 21 permiten caracterizar sólo a las especies vivientes. Lo mismo ocurre con los caracteres 11 y 18, ya que no se han preservado esqueletos postcraneos lo suficientemente completos como para corroborar dichos caracteres en las especies extintas. En cuanto al carácter 13, como ya fue mencionado (capítulo I, 3.1.2), al menos en los Paucituberculata vivientes se ha constatado la presencia de un pequeño dp3 que precede al p3. En relación al carácter 1 los Paucituberculata, al igual que la gran mayoría de los metaterios fósiles y vivientes sudamericanos, son de tamaño pequeño. El tamaño de las especies extintas, en cuanto a valores estimados de masa (Dumont *et al.*, 2000; Ortiz Jaureguizar, 2003), varía desde pequeño, por debajo de los 50 gramos (e.g. *Stilotherium dissimile*), a relativamente grande (e.g., *Carlothentes chubutensis*) con una masa de 800 a 1000 gramos. Las especies más pequeñas son comparables en masa a los cenoléstidos actuales, mientras que las más grandes presentaban valores de masa intermedios entre los de *Didelphis marsupialis* y *Quironectes minimus*. Sin embargo, la mayoría de los valores de masa estimados para los distintos paucituberculados se ubican entre los 50 y 400 gramos. En el contexto de los marsupiales sudamericanos actuales, esto equivale a cubrir prácticamente todo el rango de tamaños.

Los caracteres 2, 5, 6, 8 y 10 fueron discutidos en la sección homologías dentarias (capítulo I, 3.1). En cuanto al carácter 2 la fórmula dentaria antemolar es difícil de determinar debido a los problemas relacionados con la determinación del *locus* ocupado por cada uno de los dientes

simplificados que se ubican por detrás del i2 (excepto el i3). En relación al carácter 8 en este trabajo se considera al “hipocono” homólogo al metacónulo. El metacónulo, con distinto grado de desarrollo (véase carácter 57, capítulo V, 1.3), está presente en todos los Paucituberculata. El metacónulo expandido lingualmente también está presente en la mayoría de los Polydolopimorphia, si bien en éstos su expansión lingual iguala a la del protocono, a diferencia de los Paucituberculata, en los cuales el metacónulo no alcanza a proyectarse lingualmente tanto como el protocono (carácter 37 en Goin *et al.*, MS-a-). El mencionado “cónulo intermedio” (carácter 10) es considerado aquí homólogo al metacono. Esta cúspide está presente en la gran mayoría de los paucituberculados y ausente en *Abderites*. Su tamaño y coalescencia con la StC+D es variable, puede ser grande y estar ampliamente separada de esa estilar (*Evolestes*) hasta muy reducida y asimilada por la StC+D (*Palaeothentes*). La hipertrofia y procumbencia del primer incisivo (carácter 5) se verificó en todos los paucituberculata que han preservado la porción mandibular anterior. Ninguno de los paucituberculata basales ha conservado restos que permitan establecer en ellos el estado de este carácter, por lo que la resolución del mismo permanece ambigua para el clado Paucituberculata; aún así, la hipertrofia y procumbencia del i2 es un rasgo que permite caracterizar a la gran mayoría de sus miembros y por lo tanto se lo consideró aquí un rasgo diagnóstico del orden. Otros grupos de marsupiales como los Argyrolagidae, Patagoniidae y Polydolopidae presentan una morfología similar en el primer diente de la serie dentaria inferior, aunque la homología de este diente es aún discutida. La ocurrencia de pequeños dientes, muchas veces vestigiales (carácter 6), es una característica también presente en los Argyrolagidae, Patagoniidae y Polydolopidae (Sánchez-Villagra *et al.*, 2000; Pascual y Carlini, 1987; Flynn y Wyss, 1999). Si bien estos dos caracteres no fueron discutidos por Goin *et al.* (MSx -a-) partir de los resultados de su filogenia se puede inferir que tanto la hipertrofia y procumbencia del primer diente inferior como la presencia de dientes vestigiales en la dentición antemolar, constituyen rasgos adquiridos independientemente por los Paucituberculata y los polidolopimorfios mencionados.

La morfología plagiaulacoidea (carácter 9) no fue considerada aquí como carácter; sin embargo, si se asume que ella está de alguna manera expresada por el alineamiento del protocónido, paracónido y metacónido del m1 (estado de carácter 14<sup>5</sup> de este estudio), entonces dicha morfología resultó aquí una sinapomorfía de los Abderitidae (véase más abajo). La gran reducción de tamaño del M1 al M4, M4 reducido pero no vestigial (carácter 7) fue analizado en la sección Morfometría. Los resultados del análisis morfométrico muestran que al menos en comparación con los didelfimorfios incluidos en el análisis, los Paucituberculata se caracterizan por presentar un reducido m4 (véase capítulo IV, 3).

De los dos caracteres craneanos, no dentarios, mencionados por Marshall (1980), la no fusión de las hemimandíbulas (carácter 3) es considerado un rasgo común a muchos grupos de marsupiales. En cuanto al carácter 12, éste fue discutido en la sección descripción de caracteres (capítulo V, 1.3). Las vacuidades palatales están ausentes sólo en *Abderites*.

Los Paucituberculata son endémicos de América del Sur. El Insectívora africano *Palaeothentoides africanus* fue originalmente referido a los Paucituberculata, pero posteriormente se

demostró su pertenencia a los Macrocelidia (Marshall, 1980). El rango temporal del orden es uno de los más amplios de los metaterios sudamericanos. Abarca unos 55 millones de años (véanse grafs. 15 y 16) Este lapso temporal es comparable sólo con los Microbiotheria y probablemente los Didelphimorphia; estos últimos también se encuentran representados desde el Itaboraiense hasta la actualidad.

La diversidad taxonómica de los Paucituberculata, en donde se reconocen 52 especies, 25 géneros y cuatro familias, es sólo superada por la de los Polydolopimorphia entre los ordenes de marsupiales sudamericanos (véase clasificación de Goin y Candela, 2004, tabla 1). En cuanto a la diversidad de hábitos alimentarios, el orden incluye desde especies típicamente insectívoras, como los Caenolestidae, *mixed feeder* como los Palaeothentidae, hasta especies sumamente especializadas como los Abderitidae, para los cuales se infirieron dietas insectívoro-frugívoras (Dumont *et al.*, 2000; Ortiz Jaureguizar, 2003).

## 1.1.

*Riolestes* Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-

**Especie tipo.** *Riolestes capricornicus* Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-.

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Paleoceno Tardío, América del Sur.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

**Comentarios.** Véanse los comentarios a la especie tipo.

**1.1.a** *Riolestes capricornicus* Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-

Lam. 1 fig. A

**Tipo.** MCN-PV 1790, un m1 izquierdo aislado (Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-, Lam. 1 fig. A de este trabajo)

**Hipodigma.** El tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Paleoceno Tardío, Edad-mamífero Itaboraiense, Fm. Itaboraí. São José de Itaboraí, estado de Río de Janeiro, Brasil.



## Medidas. Tabla 11.

**Diagnosis revisada.** *Riolestes capricornicus* se diferencia de las restantes especies del orden por la siguiente combinación de caracteres dentarios: (1) metacónido muy retrasado respecto del protocónido, para- y metacónido distanciados, (2) protocristida muy estrecha, (3) crístida oblicua dirigida hacia la muesca de la protocristida, (4) tamaño grande, (5) paracónido del m1 reducido y mesialmente ubicado, (6) persistencia de la muesca de la paracristida y (7) cóngulo anterobasal vestigial.

**Comentarios.** De los caracteres diagnósticos mencionados sólo los tres primeros constituyen rasgos autapomórficos de esta especie. El primero surgió independientemente en *P. boliviensis* y los paleoténtidos no decaístinos, el segundo en *P. boliviensis* y *P. lucina*, y el tercero en *A. clemensi*. Los caracteres 4-6 corresponden a la diagnosis original; de ellos dos constituyen caracteres plesiomorfos: m1 con paracónido reducido y ubicado mesialmente y presencia de muesca de la paracristida. La presencia de un paracónido reducido, de tamaño comparable al de *Palaeothentes*, es un rasgo plesiomorfo para los Paucituberculata; la ubicación mesial de esta cúspide es, sin embargo, un rasgo único entre los miembros del orden. De los restantes caracteres, el cóngulo anterobasal vestigial, podría constituir un rasgo autapomórfico de *R. capricornicus*. En todos los paucituberculados en donde los cóngulos anterobasales son vestigiales en los m2-3 también lo son en el m1; en la presente filogenia se incluyó como carácter la morfología de los cóngulos anterobasales solamente de los m2-3 y el estado de carácter vestigial resultó una sinapomorfia del clado que tiene por taxón basal a *S. mahaynaq*; en todos los restantes paucituberculados, excepto *Riolestes*, el m1 presenta un cóngulo anterobasal desarrollado. En cuanto al tamaño, a juzgar por el m1, única pieza conocida para esta especie, *R. capricornicus* fue un paucituberculado de tamaño moderadamente grande en comparación con los restantes miembros del orden; su tamaño habría sido semejante al de *P. primus*.

De la diagnosis original se omitió la ausencia de cuenca del trigónido. Aquí se consideró que la posición relativa de las cúspides del trigónido describen mejor la morfología de la mitad anterior del molar que la presencia o ausencia de una cuenca. La forma menos acuencada del trigónido de algunos Paucituberculata está determinada por la posición más retrasada del metacónido; en *R. capricornicus* la posición muy retrasada del metacónido, sumada a la posición mesial del paracónido y el pequeño tamaño de esta última cúspide, resultan en una cuenca del trigónido ausente; en este sentido la morfología del trigónido de *R. capricornicus* es similar a la de los Palaeothentidae.

*R. capricornicus* y *D. lacustris* constituyen las especies más antiguas del orden. *R. capricornicus* muestra, a diferencia de *D. lacustris*, un notable mosaico de caracteres; como se detalló más arriba, varios caracteres son compartidos con especies muy derivadas tales como *P. boliviensis* y *P. lucina*, mientras que otros son rasgos plesiomorfos para el orden.

*Dracolestes* Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-

**Especie tipo.** *Dracolestes lacustris* Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-.

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Paleoceno-Eoceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

**Comentarios.** Véanse más abajo los comentarios a la especie tipo

**1.1.b**

*Dracolestes lacustris* Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-

Lam 1, figs. B-E

**Tipo.** MLP 90-II-5-336, un M2 aislado que carece del área metastilar (Lam 1, figs. B-C).

**Hipodigma.** El tipo y los siguientes especímenes: MLP 90-II-5-335, un protocono izquierdo aislado; MLP 90-II-5-337, un protocono derecho aislado y MLP 90-II-5-300, un talónido derecho aislado (Lam. 1, figs. D-E).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Paleoceno Tardío, Edad-mamífero Itaboraiense, Fm. Las Flores, Grupo Río Chico. Gran Barranca (zona oriental de la Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí), Dto. de Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina.

**Medidas.** Tabla 12.

**Diagnosis revisada.** *Dracolestes lacustris* se diferencia de las restantes especies de Paucituberculata por la siguiente combinación de caracteres dentarios: (1) paracono de mayor tamaño que la StB y ampliamente separado de esta cúspide estilar, (2) centrocrista profundamente en “v”, (3) metacónulo pequeño y (4) presencia de una pequeña cúspide estilar interna a las restantes cúspides estilares.

**Comentarios.** El ejemplar MLP 90-II-5-336 fue originalmente referido a un M3 pero como resultado de este estudio, se concluyó que el holotipo de la especie constituye un M2. El área metastilar del

MLP 90-II-5-336 está poco desarrollada, como ocurre en el M2 de *Dracolestes*? y, también al igual que en el M2 de este último taxón, el ectoflexo está prácticamente ausente. En el M3, en cambio el área parastilar se encuentra más expandida labialmente y el ectoflexo es más acentuado.

El área estilar del MLP 90-II-5-336 está parcialmente preservada por lo que no es posible determinar con certeza la homología de una de las cúspides estilares. Desde adelante hacia atrás se distinguen las siguientes cúspides: en la esquina parastilar una pequeña cúspide, detrás de ella y enfrentada al paracono, se ubica una gran StB y muy próxima al extremo más posterior de la StB se desarrolla una pequeña cúspide de homología incierta. Por detrás de esta última la repisa estilar está fragmentada. La ausencia de gran parte de la esquina metastilar impide determinar si existió una sola cúspide (la pequeña que se acaba de describir) o no. Esta situación impide determinar la homología de la cúspide posterior a la StB aunque parece probable (como fue propuesto por Goin *et al.*, Ms-a-) que se trate de la StC+D. De ser así, la morfología de la repisa estilar de *D. lacustris* y *Dracolestes*? tendría prácticamente la misma morfología.

En cuanto a la diagnosis de *D. lacustris* los dos primeros caracteres mencionados constituyen, en el contexto del análisis realizado, autapomorfias de la especie; el paracono es relativamente grande en comparación con los restantes Paucituberculata, aunque es de menor tamaño que la StB y se encuentra ampliamente separado de esta estilar. En los restantes miembros del orden el paracono presenta distintos grados de reducción y coalescencia con la StB. En cuanto al segundo carácter sólo en *Dracolestes*, entre los Paucituberculata, se conserva la unión entre la postparacrista y premetacrista, el punto de unión entre ambas se encuentra ubicado en la plataforma estilar y, de este modo, la centrocrista resulta profundamente en “v”. En los restantes Paucituberculata ambas crístidas se desconectan y se unen a las laderas linguales de las estilares. La morfología de la centrocrista de *Dracolestes* está presente, en la muestra analizada, en un sólo taxón por fuera del orden: *Derorhynchus singularis*. En la diagnosis original se incluyó un carácter que hacía referencia a la menor cercanía del paracono y del metacono en relación con las estilares, en comparación con los restantes Paucituberculata. En este trabajo se analizó la cercanía del paracono y la StB por un lado y del metacono y la StC+D por el otro; tal como está expresado en la diagnosis, el tipo de relaciones espaciales entre paracono y StB (carácter 1) constituye un rasgo diagnóstico de esta especie, mientras que la escasa proximidad entre las StC+D y el metacono no pudo ser evaluada debido a que la esquina metastilar del holotipo se encuentra sólo parcialmente preservada. En cuanto a la posición relativa del paracono y la StB cabe aclarar que si bien ambas cúspides están más cercanamente ubicadas que en otros marsupiales "opossum-like" (Goin *et al.*, MS-a-), en este estudio se consideró que el estado de carácter es el mismo que en otros didelfimorfios basales (*i.e.*, ampliamente separada). Por último, en cuanto a la cúspide estilar interna, una estructura similar fue común entre los “alfadóntidos” del Cretácico norteamericano pero rara entre los marsupiales sudamericanos cenozoicos (Goin *et al.*, MS-a-).

Excepto el carácter 4 los restantes caracteres diagnósticos de *D. lacustris* también están presentes en *Dracolestes?*; en particular, los caracteres 1 y 2 son sólo compartidos con *Dracolestes?*

Así, es probable que un mayor conocimiento de la morfología dentaria de *D. lacustris* permita testear la hipótesis de pertenencia del LIEB-PV 1135 a este género. En este trabajo se optó por referir al ejemplar LIEB-PV 1135 como *Dracolestes?* (véase a continuación).

Entre los Paucituberculata basales, *D. lacustris* es el taxón que retiene la mayor cantidad de caracteres plesiomorfos; entre ellos se cuentan el gran tamaño proporcional del paracono, la centrocrístida profundamente en “v” y, probablemente también, el pequeño tamaño del metacónulo (similar al presente en *D. singularis*).

### *Dracolestes?*

Lam. 1, figs. F-H

**Material.** LIEB-PV 1135, un maxilar izquierdo fragmentario con los M2-3 y parte de la corona y raíces del M4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno Temprano-Medio. Fm. Andesitas Huancache. La Barda, Paso del Sapo, Pcia. del Chubut, Argentina.

**Medidas.** Tabla 12.

**Comentarios.** *Dracolestes lacustris* y *Dracolestes?* tienen la StB de mayor tamaño que el paracono y el paracono ampliamente separado de la StB. En el contexto de los Paucituberculata, este último estado de carácter es sólo compartido por estos dos taxones. También comparten una centrocrístida profundamente en “v”, aunque este carácter está presente también en *D. singularis*. *Dracolestes?* presenta dos caracteres autapomórficos en el contexto del análisis filogenético realizado, el metacono posteriormente ubicado respecto de la StC+D y la disposición del protocono y metacónulo respecto de las estilares (el protocono se ubica por delante de la StB y el metacónulo por detrás de la StC+D). Estos dos últimos estados de carácter son no comparables en *D. lacustris*; como ya se mencionó en el futuro un conocimiento mejor de *D. lacustris* podría demostrar que ambos taxones constituyen el mismo género.

A diferencia de *D. lacustris*, *Dracolestes?* carece de la estilar interna presente en el primero. Según Goin *et al.* (Ms-a-) otras diferencias entre ambos son: el tamaño algo menor de *Dracolestes?* y la posición adelantada de la StC+D respecto del metacono en *D. lacustris*; este último carácter podría ser válido de demostrarse la homología con la StC+D de la cúspide posterior a la StB en *D. lacustris*.

En comparación con otros Paucituberculata basales, *Dracolestes?* comparte con *E. hadrommatos* un metacono más grande que la StC+D y ampliamente separado de esa cúspide estilar, un carácter que probablemente esté también presente en *Dracolestes?* si se demuestra que la cúspide posterior a la StB es efectivamente la StC+D.

*Evolestes* Goin, Sánchez -Villagra, Abello y Kay (en prensa)

**Especie tipo.** *Evolestes hadrommatos* Goin, Sánchez -Villagra, Abello y Kay (en prensa).

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Tardío, América del Sur.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

**Comentarios.** Véanse los comentarios a la especie tipo.

**1.1.c** *Evolestes hadrommatos* Goin, Sánchez -Villagra, Abello y Kay (en prensa)

Lam. 1, fig. I

**Tipo.** MNHN-Bol 96-400, un fragmento craneano que ha preservado parte del rostro, el paladar y la mitad izquierda del techo craneano. De la serie dentaria izquierda se han preservado la raíz del canino y del P1, los P2-M1 fragmentarios, los M2-3 completos y los alvéolos del M4; de la serie dentaria derecha, los alvéolos y raíces de los C-P1 (Lam. 1, fig. I).

**Hipodigma.** El tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Tardío, Edad-mamífero Deseadense. Salla, Bolivia. El MNHN-Bol 96-400 proviene del nivel estratigráfico 6 de Tapial Pampa.

**Medidas.** Tabla 12.

**Diagnosis revisada.** *Evolestes hadrommatos* se diferencia de las restantes especies del orden por la siguiente combinación de caracteres dentarios: (1) metacónulo mucho más bajo que el protocono (2) StB y StC+D no comprimidas labiolingualmente, (3) metacono mayor que la StC+D y ampliamente

separado de esa estilar, (4) protocono adelantado respecto de la StB y metacónulo a la misma altura que la StC+D, (5) metacónulo moderadamente desarrollado y (6) metacono apareado con la STC+D. En cuanto a los rasgos craneanos *E. hadrommatos* difiere de los Caenolestidae por tener un rostro corto y órbitas más grandes y de ubicación más dorsal, de los Pichipilidae, por tener nasales que terminan posteriormente respecto del límite anterior de las órbitas y de los Palaeothentidae en que las fenestras palatales terminan más anteriormente.

**Comentarios.** La diagnosis que aquí se presenta fue reformulada de acuerdo a los resultados del análisis filogenético, si bien se conservaron los rasgos craneanos mencionados originalmente. De los caracteres dentarios sólo uno constituye una autapomorfía de la especie, mientras que los restantes son tanto plesiomórficos como de polaridad incierta, pero en conjunto permiten diagnosticar claramente a esta especie.

En el contexto de este análisis el carácter 1 es una autapomorfía de *E. hadrommatos*. La altura relativa del metacónulo respecto del protocono es comparable a la de los Caenolestidae y entre los Paucituberculata basales el carácter es sólo compartido con *Cae* sp.; en la presente reconstrucción de la filogenia de los Paucituberculata este rasgo resultó entonces una autapomorfía de *Evolestes* adquirida también por *Cae* sp. y los Caenolestidae. El metacónulo en *Evolestes* se encuentra bien preservado en los M1-3; aunque el M1 es sumamente fragmentario se puede apreciar que el metacónulo tuvo las mismas características que en los molares posteriores. El metacónulo es una cúspide mucho más baja que el protocono, en lo que respecta a la altura entre la base de la corona y la superficie oclusal, pero su superficie se encuentra ligeramente sobreelevada en relación a la cuenca del triángulo, como ocurre en la gran mayoría de los paucituberculados. Estas características pueden observarse en la base del metacono del M2, donde se conserva parte del extremo distal de la cresta premetaconular. El carácter 2 es plesiomórfico, tanto los Paucituberculata basales como los grupos externos presentan las estilares no comprimidas. El carácter 3 es, entre los Paucituberculata, sólo compartido con *Dracolestes?* y, probablemente también, con *D. lacustris* (véase más arriba). Los caracteres 4 y 6 son de polaridad incierta debido a las relaciones no resueltas de los Paucituberculata basales; el carácter 4 es sólo compartido con *Cae* sp., mientras que el 6 es un rasgo generalizado entre los Paucituberculata que podría constituir un rasgo plesiomorfo en *E. hadrommatos*.

Uno de los rasgos mencionados en la diagnosis original fue el mayor largo proporcional de la metacrística en comparación con los Caenolestidae y la menor cercanía de las estilares y para- y metacono. Aquí se interpretó que el largo de la postmetacrística está relacionado con el grado de desarrollo del metacono y de su proximidad con la StC+D, por lo que el carácter “largo de la metacrística” estaría incorporado en el carácter 3 de la diagnosis. La postmetacrística está bien desarrollada tanto en *Evolestes* como en *Dracolestes?* A diferencia de los restantes Paucituberculata el metacono está moderadamente desarrollado siendo de mayor tamaño que la StC+D y estando ubicado ampliamente separado de dicha estilar. Así, debido al tamaño proporcional del metacono y a su posición respecto de la StC+D la postmetacrística está en *Evolestes* más desarrollada que en la gran

mayoría de los Paucituberculata, en los que el metacono presenta distintos grados de reducción y coalescencia con la StC+D.

Entre los Paucituberculata basales, *Evolestes* y *Cae* sp. son los taxones que muestran la mayor cantidad de caracteres derivados. Varios de ellos están también presentes en clados menos inclusivos, por ejemplo, el paracono reducido y coalescente con la StB en los Pichipilidae, ausencia de paracónulo, metacónulo expandido ligualmente y cresta postmetaconular extendida hasta la esquina metastilar, presentes en todos los paucituberculados no basales y metacónulo mucho más bajo que el protocono presente en los Caenolestidae; además *Cae* sp. presenta al igual que los Caenolestidae un hipoconúlido pequeño y comprimido anteroposteriormente.

“?Caenolestidae gen. *et* sp. indet.”

Goin, Abello, Chornogubsky MS-b-

Lam. 1, figs. J-M

**Material.** MPEF-PV 3849, M1 izquierdo (Lam. 1, figs. J-K); MPEF-PV 3906, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV 3913, M2 derecho; MPEF-PV 3864, M2 derecho; MPEF-PV 3918, M2 derecho; MPEF-PV 4152, M2 derecho; MPEF-PV 3827, M2 izquierdo; MPEF-PV 3835, M3 izquierdo; MPEF-PV 3850, M3 izquierdo; MPEF-PV 3813, M3 derecho; MPEF-PV 3834, M4 derecho; MPEF-PV 3804, fragmento mandibular derecho con m3-4 (Lam. 1, figs. L-M); MPEF-PV 3830, m2 izquierdo; MPEF-PV 3811, m3 derecho; MPEF-PV 3812, trigónido de m1 izquierdo; MPEF-PV 3857, talónido de m2 derecho; MPEF-PV 3866, trigónido de m2 derecho; MPEF-PV 3846, m3 izquierdo; MPEF-PV 3844, fragmento mandibular izquierdo con m2 and fragmento de m3.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Temprano, Fm. Sarmiento, Mbo. Puesto Almendra. Gran Barranca, nivel fosilífero “La Cantera”, Dto. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina.

**Medidas.** Tablas 11 y 12.

**Comentarios.** Los ejemplares que se estudiaron aquí y que fueron mencionados a lo largo del texto como *Cae* sp. fueron dados a conocer recientemente por Goin *et al.* (MS-b-) como “?Caenolestidae gen. *et* sp. indet.”. Aquí se concuerda con dichos autores en considerar a todos los materiales detallados como pertenecientes a una nueva especie.

Los resultados de este estudio muestran que hasta el momento *Cae* sp. constituye un Paucituberculata basal y no un miembro de los Caenolestidae. Entre los Paucituberculata conocidos *Cae* sp. se asemeja en varios rasgos a *Evolestes* y presenta, al igual que éste, numerosos rasgos derivados que también ocurren en clados menos inclusivos (véase más arriba). Un rasgo únicamente

presente en *E. hadrommatos* y *Cae* sp. es la disposición del protocono y metacónulo respecto de las StB y StC+D respectivamente. En estos dos taxones el protocono se ubica en una posición adelantada respecto de la StB y el metacónulo se ubica a la misma altura que la StC+D. Por otro lado, *Cae* sp. posee un carácter autapomórfico que no ocurrió de manera homoplásica en ningún otro taxón que es el tamaño grande del metacono y su gran coalescencia con la StC+D.

En síntesis *Cae* sp. constituye un Paucituberculata basal, en algunos rasgos más derivado que *Dracolestes* o *Riolestes*, y con ciertos rasgos comunes presentes en *Evolestes*; quizás el conocimiento de la dentición inferior de *E. hadrommatos* permita demostrar el parentesco más cercano de *Evolestes* y *Cae* sp., algo ya sugerido por Goin *et al.* (MS-b-).

## 1.2 Superfamilia CAENOLESTOIDEA Trouessart, 1898

*nomen translatum* Osborn, 1910, pág. 517, ex Caenolestidae Trouessart, 1898, pág. 1205.

Caenolestoidea Osborn, 1910, pág. 517 (part); Simpson, 1930, pág. 9 (*partim*); Simpson, 1945, pág. 44, (*partim*); Kirsch, 1977b, pág. 112 (*partim*); Szalay, 1982 a, pág. 631 (*partim*); Aplin y Archer, 1987, pág. xxi, (*partim*); Marshall, 1987, pág. 145 (*partim*); Marshall, Case y Woodburne, 1990, pág. 483 (part); Kirsch, Lapointe y Springer, 1997, pág. 244 (*partim*).

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno-Reciente, América del Sur.

**Diagnosis.** Igual que la de la familia Caenolestidae, la única incluida en esta superfamilia.

**Comentarios.** véanse los comentarios a la familia Caenolestidae.

## Familia CAENOLESTIDAE Trouessart, 1898

Caenolestidae Trouessart, 1898, pág. 1205; Ameghino, 1903; Simpson, 1930, pág. 9 (*partim*).

Caenolestinae Sinclair, 1906, pág. 416; Simpson, 1945, pág. 44; Kirsch, 1977b, pág. 112; Aplin y Archer, 1987, pág. xxxv; Marshall, 1987, pág. 145; Marshall, Case y Woodburne, 1990, pág. 484; Szalay 1993, pág. 240; Kirsch, Lapointe y Springer, 1997, pág. 244.

Caenolestini Winge, 1923, pág. 84; Marshall, 1980, pág. 34.

Palaeothentidae Osborn, 1910, pág. 517 (*partim*)

Epanorthidae Thomas, 1895b (*partim*)

Garzonidae Ameghino, 1891b, pág. 307; 1894, pág. 354 (*partim*); 1898, pág. 186 (*partim*).

Precedencia modificada por poderes plenarios de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica.



### Géneros incluidos

*Caenolestes* Thomas, 1985a, pág. 367 [= *Hyracodon* Tomes, 1863 pág. 50, nec *Hyracodon* Leidy, 1856, pág. 91 (un género de *Perissodactyla*)]

*Rhyncholestes* Osgood, 1924, pág. 169.

*Lestoros* Oehser, 1934, pág. 240 [*Orolestes* Thomas, 1917, pág. 3, nec *Orolestes* MacLachlan, 1895, pág. 21; *Cryptolestes* Tate, 1934, pág. 154, nec *Cryptolestes* Ganglebauer, 1899, pág. 608 (un subgénero de *Coleoptera*)]

*Stilotherium* Ameghino, 1887, pág. 7.

*Pliolestes* Reig, 1955, pág. 66.

*Gainmanleste* gen. nov.

*Caenolestoides* gen. nov.

### Distribución cronológica y geográfica. Mioceno-Reciente, América del Sur.

**Diagnosis.** Los *Caenolestidae* se caracterizan por los siguientes rasgos dentarios derivados: (1) entocrístida de los m2-3 lingualmente cóncava, (2) hipoconúlido pequeño y fuertemente comprimido en sentido anteroposterior, (3) m4 unirradicado, (4) metacónulo de los M1-2 mucho más bajo que el protocono, (5) paracono de los M1-2 fuertemente reducido y coalescente con la StB (6) ausencia de cíngulo anterior en el M1 y (7) metacónulo grande.

**Comentarios.** El nombre del grupo Familia *Caenolestidae* fue acuñado por Trouessart (1898) para incluir en él a *Caenolestes*. Por prioridad, la familia que aquí se discute debería llevar el nombre de *Garzonidae*. Ameghino (1891b) fue el primer autor en dar un nombre familiar para incluir a un taxón perteneciente a los *Caenolestidae* tal como se los entiende actualmente. El taxón en cuestión fue *Garzonina*, género tipo de la familia *Garzonidae* y sinónimo *junior* de *Stilotherium*; este último género, si bien fue descrito con anterioridad a *Garzonina* había sido originalmente referido a los *Microbiotheriidae* (Ameghino, 1887). A lo largo del tiempo, el nombre de familia más utilizado fue el de *Caenolestidae* por sobre *Garzonidae* (para una revisión detallada de la historia taxonómica del nombre véase Marshall, 1980). Debido a esta situación, y con el fin de lograr una estabilidad nomenclatural, Marshall y Tedford (1978) solicitaron a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica dar prioridad nomenclatural a *Caenolestidae* Trouessart, 1898 sobre *Garzonidae* Ameghino, 1891. Así ha sido aplicado en las clasificaciones más recientes aunque comprendiendo distintos taxones (cf. Marshall 1980; Marshall *et al.*, 1990; Szalay, 1994).

Hasta 1891 los géneros incluidos por Ameghino en los *Garzonidae* fueron *Garzonina* (= *Stilotherium*) y *Halmahriphus* (= *Stilotherium* en parte). En 1894 incorporó cuatro géneros más: *Phonocdromus* (*Pichipilidae*), *Parhalmahriphus* (= *Stilotherium*), *Cladoclinus* (= *Palaeothentes*) y *Stilotherium*. Las características de la dentición y de la mandíbula de los *Garzonidae* eran, en la

opinión de Ameghino, similares a la de los géneros *Cimolestes*, *Telacodon* y *Batodon* (euterios mesozóicos); por ejemplo, la presencia de una cúspide accesoria entre los tubérculos posteriores (metacono), era interpretado como un paso en la evolución hacia el tipo multituberculado con tres hileras longitudinales de tubérculos que caracterizaba (según Ameghino) a los Neoplagiaulacidae.

Más adelante, Ameghino (1898) incluyó dentro de esta familia un nuevo género, *Zygolestes*; las especies reconocidas en él fueron *Zygolestes paranensis* Ameghino, 1898, pág. 243 (Ameghino 1903, fig. 94 a-c) y *Zygolestes entrerrianus* Ameghino, 1899a, pág. 7 (Ameghino 1903, fig. 94 d-e). La revisión de estas especies realizada posteriormente por Reig (1955, 1957) mostró que en realidad ambas especies son referibles a los Didelphidae. *Zygolestes entrerrianus* fue referida al género *Philander* (*Philander entrerrianus* Reig, 1957) y *Zygolestes paranensis* fue considerada un marmosino afín al género *Gracilinanus* Gardner y Creighton (Goin, 1991).

Otro de los Garzonidae, *Cladoclinus copei* (Ameghino, 1894), fue considerado más recientemente como un representante de los Palaeothentidae. En la revisión realizada por Marshall (1980) el autor pudo estudiar el holotipo de esta especie (MACN 8469) y lo consideró referible al paleoténtido *Palaeothentes minutus*; esto lo llevó a proponer que *Cladoclinus copei* constituye un sinónimo *junior* de dicha especie. En este trabajo de revisión dicho ejemplar no pudo ser localizado en las colecciones del MACN pero, igualmente, se optó por considerar a *Cladoclinus copei* un sinónimo de *Palaeothentes minutus* siguiendo a Marshall quién fue el último revisor que tuvo la posibilidad de estudiar el espécimen tipo.

Actualmente el concepto de la familia incluye a las especies vivientes de Paucituberculata (para una revisión véase Bublitz, 1987 y Albuja y Patterson, 1996) y a los géneros *Stilotherium*, *Pliolestes*, *Gaimanlestes* y *Caenolestoides* (sobre la pertenencia de *Pseudhalmiphys* a los Caenolestidae véase más abajo).

En cuanto a las relaciones de parentesco de los Caenolestidae con otros grupos de paucituberculados, fueron planteadas dos hipótesis en relación a su condición o no de grupo hermano con los Pichipilidae (Marshall, 1980; Marshall *et al.*, 1990; Goin *et al.*, 1994). Como se señala más adelante, estudios recientes, y los resultados de la filogenia presentada aquí (véase capítulo V, 3.2), han propuesto que los Caenolestidae y Pichipilidae no son grupos hermanos a la vez que los Pichipilidae constituyen el grupo hermano de los paleoténtidos y abderítidos de la literatura tradicional.

Los Caenolestidae se caracterizan por ser paucituberculados de pequeño tamaño y de morfología dentaria de tipo insectívora con un gran predominio crestas y cúspides agudas. Los molares superiores son cuadrangulares debido al gran desarrollo del metacónulo y a la disposición de las cúspides labiales, StB y StC+D, enfrentadas al protocono y metacónulo siguiendo ejes perpendiculares al anteroposterior de los molares. En los molares superiores el paracono está sumamente reducido y es coalescente a la StB, o está directamente ausente como en *Stilotherium dissimile*, *Lestoros inca* y *C. fuliginosus*. El metacono, en cambio, siempre está presente; en las especies basales es de tamaño relativamente grande, principalmente alto (*e.g.*, *S. dissimile*), mientras

que en las más derivadas es reducido (*e.g.*, *C. fuliginosus*). En *S. dissimile* y *S. parvum* el metacono se ubica enfrente a la StC+D y en las restantes especies, en las que el metacono es de pequeño tamaño, la reducción fue acompañada por una ubicación más anterior respecto de la StC+D. Las StB y StC+D están bien comprimidas labiolingualmente formando una cresta filosa y continua a lo largo del borde labial de la serie molar. Los molares inferiores difieren entre las distintas especies principalmente por la morfología de sus trigónidos. Existen tres morfologías: la de *Stilotherium* y *Rhyncholestes*, en donde el para- y el metacónido se encuentran distanciados y el metacónido no está adelantado respecto del protocónido, la morfología de *Gaimanlestes* y *Pliolestes*, en donde el para- y el metacónido están próximos y el metacónido está adelantado respecto del protocónido y la presente en *Caenolestoides*, *Caenolestes* y *Lestoros* en donde para- y metacónido están próximos pero el metacónido no está adelantado respecto del protocónido. Los talónidos, en cambio presentan una morfología bastante constante en donde las entocrístidas son curvas con la concavidad lingual y las crístidas oblicuas generalmente altas. En cuanto al m4, cabe señalar que excepto *Caenolestoides*, el m4 de los cenoléstidos es unirradicado.

La diagnosis de los “Caenolestini” (= Caenolestidae de este trabajo) dada por Marshall (1980) fue realizada en base a la comparación con los Pichipilini. Cinco caracteres fueron considerados diagnósticos de la tribu: (1) trigónidos de los m2-3 con paracónido y metacónidos grandes y linguales separados por un valle profundo, (2) cuenca del trigónido diferenciada, (3) cuenca del talónido estrecha y profunda, (4) ausencia de cúspula posterior a la cúspide lingual del trigónido en los m1-3 y (5) cúspides del trigónido mucho más altas que las del talónido. Como fue detallado más arriba la proximidad entre el para- y el metacónido y, por lo tanto, la amplitud de la cuenca del trigónido, son variables dentro de los miembros de la familia, por lo que los caracteres 1 y 2 no resultan de valor diagnóstico. Por otro lado, el carácter 3 está relacionado a la morfología de la entocrístida y crístida oblicua, dos caracteres que aquí fueron considerados de manera independiente (véase discusión de los caracteres 38 y 39 de este trabajo). Por último, en este estudio no se verificó la mayor altura proporcional de las cúspides del trigónido respecto de las del talónido por lo que tampoco este carácter fue incluido en la diagnosis.

El registro más antiguo de la familia es actualmente el de *G. aktites* y *Caenolestoides* ambos procedentes de niveles colhuehuapenses de Patagonia. Con la asignación de *Pseudhalmariphus* a los Caenolestidae, el biocrón de la familia se extendía desde el Oligoceno (Deseadense) al reciente, pero como se discute más abajo la asignación de *Pseudhalmariphus* a los Caenolestidae es dudosa, por lo tanto, el registro más antiguo para la familia corresponde al Mioceno Inferior.

Los Caenolestidae eran considerados los miembros más plesiomorfos del orden (Marshall 1980). Actualmente, los taxones más plesiomorfos dentro del orden son los paucituberculata basales ya descriptos. Sin embargo, en relación a los restantes Paucituberculata no basales (*i.e.*, Palaeothentoidea), los Caenolestidae muestran un patrón molar más primitivo; como ya se señaló en la dentición superior conservan un metacono proporcionalmente más desarrollado (al menos en el taxón

basal *Stilotherium*) esmalte de grosor uniforme y, en los molares inferiores, ausencia de una cresta posterior al metacónido, protocónido y postentocrístida.

### 1.2.1

*Stilotherium* Ameghino, 1887

*Stilotherium* Ameghino, 1887, pág. 7.

*Garzonía* Ameghino, 1891b, pág. 307.

*Parhalmarhiphus* Ameghino, 1894, pág. 356.

Tipo de *Stilotherium*: *S. dissimile* Ameghino, 1887, pág. 7.

Tipo de *Garzonía*: *G. typica* Ameghino, 1891b, pág. 307.

Tipo de *Parhalmarhiphus*: *P. annectens* (Ameghino, 1891b, pág. 307)

**Especie tipo.** *Stilotherum dissimile* Ameghino, 1887.

**Especies incluidas.** La especie tipo y *Stilotherium parvum* sp. nov.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano-Medio. Patagonia.

**Diagnosis.** *Stilotherium* se diferencia de los restantes géneros de la familia por los siguientes caracteres dentarios derivados: (1) metacónidos de los m2-3 subiguales en tamaño a los paracónidos, (2) para- y metacónidos de los m2-3 separados y (3) cíngulos anterobasales de los m2-3 largos.

**Comentarios.** *Stilotherium* Ameghino 1887, fue objeto de tres revisiones previas (Reig, 1955; Marshall, 1980, 1982b). En las mismas se reconocieron como sinónimos a los géneros *Garzonía*, *Parhalmarhiphus* y *Halmarhiphus*. Como resultado del presente estudio se mantiene la sinonimia sugerida previamente para los dos primeros géneros mientras que *Halmarhiphus* es considerado sinónimo del microbiotérico *Microbiotherium* (véase más abajo).

En el año 1891b Ameghino creó la nueva familia Garzonidae, en la que incluyó seis nuevas especies reunidas en dos nuevos géneros: *Garzonía typica*, *G. annectens*, *G. captiva*, *G. minima*, *Halmarhiphus didelpoides* (sic) y *H. nanus*. La especie tipo de *Garzonía*, *Garzonía typica*, tiene por material tipo al ejemplar MACN 5700 el cual presenta todos los rasgos diagnósticos de *S. dissimile* y es considerado aquí un sinónimo *senior* de esta especie. Otra de las especies de *Garzonía*, *Garzonía annectens*, fue considerada posteriormente por Ameghino (1894) como la especie tipo de un nuevo género: *Parhalmarhiphus annectens*. El ejemplar tipo de esta especie (MACN 5703) es considerado aquí coespecífico con *Stilotherium dissimile* y por lo tanto se mantiene en este trabajo la sinonimia de

*Parhalmarhiphus* con *Stilotherium*. Respecto de *Halmarhiphus*, su especie tipo *Halmarhiphus didelpoides* (por designación original artículo 33.3.1 del ICZN; sobre el estatus taxonómico de este género véase también Marshall, 1982b: 64), es sinónima de *Microbiotherium tehuelchum* (Marshall, 1982b:26), por lo que este género no debe pasar a sinonimia con *Stilotherium*. Además de la especie tipo, Ameghino (1894) incluyó en este género a *S. grande*. Esta especie es actualmente considerada una especie del primate *Homunculus*, *H. grande*. Ameghino (e.g. 1891b, 1893) había señalado las grandes similitudes que encontraba entre los Garzonidae y los Microbiotheridae y que hacían difícil distinguir los representantes de ambas familias. Estas apreciaciones llevaron a Ameghino a reunir, en los sintipos e hipodigmas de varias especies, especímenes referidos actualmente a *Stilotherium* y a *Microbiotherium*; tal es el caso de *H. didelpoides*, que se acaba de discutir, y de *Garzonnia annectens*.

A diferencia de los restantes cenoléstidos extintos, *Stilotherium* es conocido por materiales relativamente completos de la dentición inferior y superior. En comparación con los cenoléstidos vivientes, los molares superiores presentan como rasgos primitivos un metacono moderadamente reducido, poco coalescente con la StC+D y ubicado de manera enfrentada respecto de esta estilar. Otra característica de los molares superiores que merece señalarse es el tamaño mayor de la StC+D respecto de la StB, un rasgo también presente en *R. raphanurus* y los Pichipilidae. En cuanto a la dentición inferior de *Stilotherium*, ésta también presenta una gran cantidad de rasgos plesiomorfos; entre ellos, la posición no retrasada del metacónido del m1 en relación al protocónido, la crístida oblicua y entocrístida de los m2-3 de igual altura, la ausencia de plataforma lingual a la entocrístida del m1 (todos estos caracteres sólo presentes en *Gaimanlestes*) y la crístida oblicua y entocrístida del m1 de igual altura. Entre los cenoléstidos, la disposición de las cúspides del trigónido de los m2-3 es sólo compartida con *R. raphanurus*; en ambos taxones la ubicación distanciada del para- y del metacónido resultó un rasgo autapomórfico.

Hasta hace poco *Stilotherium* era considerado un género monotípico. Actualmente se reconoce una nueva especie, *Stilotherium parvum* sp. nov., de edad colhuehuapense. El registro de ésta en sedimentos colhuehuapenses extendió el rango temporal del género hasta el Mioceno más temprano, mientras que el registro de *Stilotherium* cf. *dissimile* en sedimentos de edad Colloncureense fijó la última aparición del género en el Mioceno Medio más bajo. La distribución geográfica conocida para *Stilotherium* es ahora también más amplia, extendiéndose en una gran área de la Patagonia comprendida por las provincias de Santa Cruz, Chubut y Neuquén.

#### 1.2.1.a *Stilotherium dissimile* Ameghino, 1887

Lam. 3, figs. A-F

*Stilotherium dissimile* Ameghino, 1887, pág. 7; 1889, pág. 265; 1894, pág. 358; 1897, pág. 499 fig. 75; 1898, pág. 186, fig. 75; 1903, pág. 115 y 167, figs. 33 y 92; 1906, pág. 357, fig. 196; Rusconi,

1933, pág. 248, fig. 8; Reig, 1955, pág. 62, fig. 1; Marshall, 1980, pág. 35, figs. 4-6; 1982b, pág. 64, figs. 29-31.

*Garzonia typica* Ameghino, 1891b, pág. 307; 1893, pág. 80; 1894 pág. 354, fig. 41; 1898, pág. 186, fig. 51; 1903, pág. 168, fig. 93.

*Garzonia tipica* Ameghino, 1903, 167, fig. 91.

*Stilotherium typica* Reig 1955, pág. 62.

*Stilotherium typicum* Reig, 1955, pág. 63; Marshall, 1976, pág. 62.

*Garzonia minima* Ameghino, 1891b, pág. 308; 1894, pág. 355; 1898, pág. 186; 1903, pág. 157 y 186, figs. 81 y 121; 1904b, pág. 45, fig. 31; 1906, pág. 357, fig. 197.

*Garzonia captiva* Ameghino, 1891b, pág. 308; 1894, pág. 355; 1898, pág. 186.

*Garzonia annectens* (en parte, lectotipo) Ameghino, 1891b, pág. 307.

*Parhalmarhiphus annectens* (en parte, lectotipo) Ameghino, 1894, pág. 357; 1898, pág. 186.

*Halmarhiphus didelphoides* (sic) (en parte, paralectotipo) Ameghino, 1891b, pág. 308.

*Halmarhiphus didelphoides* (en parte, paralectotipo) Ameghino, 1894, pág. 357; 1898, pág. 186; 1903, pág. 157, fig. 80; 1906, pág. 357, fig. 195; Simpson, 1930, pág. 56.

*Halmariphus didelphoides* Ameghino, 1902d, pág. 424, fig. 4; 1899b, pág. 559, fig. 4

*Parhalmarhiphus didelphoides* (en parte, paralectotipo) Ameghino, 1903, pág. 157 y 163 fig. 86.

*Phonocdromus patagonicus* (en parte, paralectotipo) Ameghino, 1894, pág. 355.

*Garzonia patagonica* Sinclair, 1906, pág. 424, pág. 63, figs. 8, 8a, 10-13.

Tipo de *Stilotherium dissimile* (Neotipo, Reig, 1955, pág. 62, fig. 1) MACN 8464, rama mandibular derecha con el i2, alvéolo del i3, 3 dientes unirradiculados y los p2-m4 completos (Reig, 1955, fig. 1; Marshall, 1980:38 fig. 6, 1982b: 68, fig. 31; Pascual y Herrera, 1975, fig. 3; Lam. 3, A-B de este trabajo)

Tipo de *Garzonia typica* MACN 5700, rama mandibular derecha con porción basal del i2, 1 a.s., 1 diente unirradicado, alvéolo del ?p1, p2-m2 completos y alvéolo anterior del m3 (figurada en Ameghino, 1893 fig. 5, 1894 fig. 41 y 1898, fig. 51; actualmente el ejemplar tipo no presenta la porción mandibular posterior que portaba los m3-4).

Tipo de *Garzonia captiva* MACN 5706, rama mandibular derecha con los p3-m2.

Tipo de *Garzonia minima* MACN 5709, fragmento mandibular derecho con los m2-4.

Lectotipo de *Garzonia annectens* MACN 5703, rama mandibular izquierda con los m1-4.

**Hipodigma.** Los materiales tipo y los siguientes especímenes: MACN 5701, rama mandibular

izquierda con alvéolo del i2, 4 a.s., p2 entero, raíces del p3 y m1-3 fragmentarios; MACN 5702, rama mandibular derecha con alvéolo del i2, 1 a.s., ?p1-2 enteros, raíces del p3, m1-2 enteros y alvéolos de los m3-4; MACN 5710, rama mandibular derecha con los m1-3 completos (las figuras dadas por Ameghino 1903, figs. 81, 121, 1904b, fig. 31 y 1906, fig. 197, parecen estar basadas en parte en este ejemplar); MACN 5717, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2, 2 a.s., alvéolos del p2, p3 entero, alvéolos de los m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4 (paralectotipo de *Halmarhiphus didelpoides*); MACN 5723, fragmento mandibular derecho con el porción basal del i2, fragmento de un diente unirradicado, 2 a.s., ?p1-2 completos, p3 con el talónido roto, fragmento de m1 y raíz anterior del m2; MACN 8426, maxilar derecho con M2-3 (figurados por Marshall 1980: 37 fig.5, 1982b: 66 fig. 30; Lam. 3, figs. D, F de este trabajo); MACN 8427, fragmento craneano anterior con C y P2-3 derechos y alvéolos del P1 y P2-3 izquierdos (figurados por Marshall 1980: 36 fig.4, 1982b: 65 fig.29); MACN 8429, rama mandibular izquierda con i2, 1 diente unirradicado, alvéolos de los p3-m1 y m2-4 enteros; MACN 8431, M1 derecho (figurado por Marshall 1980: 37 fig.5; Lam. 3, figs. C, E de este trabajo); MACN 8447, fragmento mandibular derecho con m3; lote MACN 8449-8455, un M1 derecho aislado; MACN 8456, rama mandibular izquierda con los m2-4 (paralectotipo de *Phonocdromus patagonicus*, erróneamente lo cita Reig 1955: 64 como MACN A-8450); lote MACN 8458-8460, un fragmento mandibular izquierdo con los m1-2 (sobre este número de colección véase la nota de aclaración en los comentarios sobre *Phonocdromus gracilis*, en este capítulo 1.3.1.2.a); MACN 8463, rama mandibular izquierda con los p3-m2; MACN 8465, rama mandibular derecha con los p3-m4 completos; MACN 8466, rama mandibular derecha con el i2, 4 a.s., alvéolos de los p2-3, m1-3 completos y alvéolo del m4; MACN 8467, rama mandibular izquierda con el i2, 5 a.s., alvéolos del p2 y p3-m4 completos; PU 15238, rama mandibular izquierda con i2-3, 2 a.s., 2 dientes unirradicados, raíz anterior del p2 y p3-m4 enteros pero desgastados.

Nota: Durante el estudio de los materiales alojados en la Colección Ameghino del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, no pudieron ser localizados los materiales que se detallan a continuación:

1- Especímenes que fueron originalmente referidos por Ameghino, según el catálogo, a *Garzonia captiva*: MACN 5706, tipo de *G. captiva* una rama mandibular derecha con p3-m2; MACN 5707, una rama mandibular derecha con los m2-4; MACN 5708, una rama mandibular derecha con el m3; MACN 8428, una rama mandibular derecha; MACN 8430, fragmento anterior de rama mandibular con un premolar; MACN 8432 a MACN 8434 una serie de dientes aislados; MACN 8437 a MACN 8440, vértebras; MACN 8441 a MACN 8446 tarsales.

2- Materiales referidos por Ameghino a *Garzonia minima*: los MACN 5712 a MACN 5715, figuran en el catálogo como falanges pero bajo esta numeración no se encuentran falanges sino que en su lugar existe un fragmento mandibular con premolares correspondientes a un Microbiotheriidae; MACN 8448, rama mandibular derecha con el incisivo y los alvéolos de las muelas. Los MACN 8449 a MACN 8455 figuran en el catálogo como números

correspondientes a “dientes sueltos” pero de los materiales originales existe actualmente sólo un M1 derecho, el que ha sido incluido en el hipodigma de *S. dissimile* perteneciente al lote MACN 8449-8455. Además, se alojan bajo esta numeración un fragmento de apófisis coronoides, dos fragmentos de huesos largos y un fragmento de maxilar derecho con los alvéolos del M1 y P3, todos indeterminados.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Santacrucense. Todos los materiales proceden de la Formación Santa Cruz, y de las siguientes localidades de Argentina: **La Cueva**, ejemplares MACN 8464, MACN 8465, MACN 8466, MACN 8467, MACN 8447, lote MACN 8449-8455, lote MACN 8458-8460, MACN 8426, MACN 8427, MACN 8429 y MACN 8431; **Monte Observación** ejemplares, MACN 5723, MACN 5709, MACN 5710, MACN 5703, MACN 5701, MACN 5702 y MACN 8456; **Sehuen**, ejemplares MACN 5700 y MACN 5717; **San Jorge**, ejemplar MACN 8463. El ejemplar PU 15238, fue colectado por O. A. Peterson en 1986, cinco millas al sur de Coy Inlet.

**Medidas.** Tablas 11 y 12.

**Diagnosis.** *Stilotherium dissimile* se diferencia de *Stilotherium parvum* sp. nov. por su mayor tamaño, la mayor gracilidad de los molares, la menor altura distal de las entocrístidas de los m2-3, la ausencia de cóngulo posterior en los m2-3 y la ausencia de paracono en los M1-2.

**Descripción de la dentición de *S. dissimile*.** En revisiones anteriores de *S. dissimile* (Reig, 1955; Pascual y Herrera, 1975; Marshall, 1980) sólo fueron mencionados algunos de los rasgos que caracterizan a esta especie; en consecuencia, a continuación se brinda una descripción detallada de los ejemplares que mejor han preservado la rama mandibular y la serie dentaria inferior (ejemplar tipo MACN 8464, MACN 8565 y MACN 8466) y de los especímenes correspondientes a la dentición superior (ejemplares MACN 8426, MACN 8427 y MACN 8431).

El ejemplar tipo presenta la dentición prácticamente completa. Al i2, roto en su extremo distal, le suceden el pequeño alvéolo del i3 y tres dientes unirradiculados. Los p2-3 son birradiculados, el p2 se caracteriza por ser de menor tamaño que el p3 y por presentar un desarrollo mayor del talónido; su raíz anterior es claramente menor que la posterior. El p3, de corona más alta, presenta una cúspide central alta y un talónido corto. Ambos premolares son bien comprimidos en sentido labiolingual y algo más anchos en su mitad posterior respecto de la anterior. Los m1-2 son similares en tamaño. Entre los m2-3 existe un moderado decrecimiento en tamaño, el cual es más abrupto entre los m3-4, ya que el m4, unirradicado, es casi vestigial. A lo largo de la serie molar la diferencia en ancho trigónido-talónido muestra un gradiente que va desde el m1 (con un trigónido marcadamente más estrecho que el talónido) hasta el m3 en el que esta diferencia es escasa. Los trigónidos de los m1-3 presentan los para- y metacónidos bien separados entre sí. El paracónido es vestigial en el m1 y



subigual al metacónido en los m2-3. El metacónido está bien desarrollado en todos los molares y se ubica apareado al protocónido en un eje prácticamente perpendicular a la serie dentaria. La paracrístida en el m1 es recta, larga y no presenta muesca. En los m2-3, se encuentran diferenciadas la postparacrístida, orientada de manera perpendicular al eje anteroposterior del molar, y la preprotocrístida, más paralelamente ubicada respecto a dicho eje. La metacrístida presenta en todos los molares una muesca poco profunda. En el m1 el cóngulo anterobasal es corto y termina posteriormente a la altura del protocónido mientras que en los m2-3 los cóngulos son largos, superando posteriormente el límite entre el trigónido y el talónido. Los talónidos de todos los molares, excepto en el m4, presentan una cuenca profunda limitada labialmente por la crístida oblicua y lingualmente por la entocrístida. La entocrístida es larga y curva, partiendo desde el entocónido, presenta un recorrido oblicuo en sentido labial para luego doblarse lingualmente hasta contactar al metacónido en su cara posterior. La crístida oblicua es alta y, en el m1, escasamente más alta que la entocrístida en su porción distal. Los entocónidos son gráciles y comprimidos en sentido labiolingual. Los hipocónidos son robustos y bien salientes labialmente. La postcrístida es oblicua en relación al eje dentario. El hipoconúlido se encuentra comprimido en sentido anteroposterior y está poco diferenciado respecto de la postcrístida.

Los ejemplares MACN 8466, MACN 8429 y MACN 8465, al igual que el tipo, presentan una rama mandibular baja, siendo su altura menor al largo del m1. La rama mandibular del primero de estos ejemplares es alargada, con el borde inferior prácticamente recto, sin gran diferencia de altura en la extensión que va desde el i2 al m3 y de altura menor por detrás de este último molar. La sínfisis mandibular es alargada y ocupa aproximadamente la mitad de la altura mandibular, extendiéndose posteriormente hasta la altura del p3. En este punto la rama mandibular presenta un abultamiento producido por la ubicación oblicua del i2, el cual muestra su extremo posterior más lingualmente ubicado. Labialmente, la rama mandibular presenta dos forámenes mentonianos, uno pequeño en el límite m1-2 y otro de mayor tamaño por debajo de la raíz anterior del m1. En el MACN 8465, que presenta un buen estado de preservación de la porción posterior mandibular, se ha conservado el ángulo mandibular completo, claramente inflexionado, formando una pequeña fosa pterigoidea. Dorsalmente a esta existe un foramen mandibular (Wible, 2003). Entre el m4 y la rama ascendente existe un pequeño foramen. La rama ascendente está fragmentada por encima del cóndilo. Este último se encuentra ubicado en una posición relativamente elevada respecto de la serie dentaria; su forma es algo rectangular, con el eje mayor perpendicular al eje anteroposterior de la mandíbula. La fosa masetérica es moderadamente profunda.

El ejemplar MACN 8427 constituye una porción craneana anterior escasamente preservada; en vista palatal no se observan fenestras incisivas y en el lateral derecho se puede apreciar un pequeño fragmento de premaxilar. El canino es un diente bien desarrollado y algo procumbente. Por detrás de los alvéolos del P1 existe un corto diastema que los separa del P2. Los P2-3 son dientes bien comprimidos labiolingualmente del mismo modo que, a juzgar por sus alvéolos, lo habría sido el P1. Existe un aumento de tamaño desde el P1 al P3, pero la diferencia de tamaños es leve entre los P1-2 y

mayor entre los P2-3. Todos los premolares son birradiculados. El P2 presenta una cúspide central alta y aguda, una pequeña cúspide anterior y un talón largo que se angosta hacia atrás hasta terminar en una pequeña cúspide posterior; lingualmente ocurre un delicado cóngulo anterior que va desde la cúspide anterior hasta la base de la cúspide media. El P3 es un diente unicuspidado, con la cresta anterior larga y prácticamente vertical y la posterior más subhorizontal, cortante y corta que termina posteriormente en un punto más alto que la cresta anterior. El diente es más ancho en su mitad media y anterior que en la posterior, presenta un cóngulo lingual que recorre toda la base del diente y uno labial que se restringe a la mitad posterior.

Los molares superiores conocidos para esta especie son los M1-3. Los M1-2 son similares. Ambos son cuadrangulares y tienen un metacónulo amplio con la cresta postmetacónular extendida hacia atrás y labialmente hasta la esquina posterolingual del diente. El metacono constituye una cúspide importante aunque de altura y robustez menor que la StC+D. En cuanto a su ubicación el metacono se encuentra apareado a la StC+D en un eje casi perpendicular a la serie dentaria. El paracono está ausente en los M1-3. El M1 se diferencia del M2 por las siguientes características: (1) mayor desarrollo del metacónulo, en tamaño total y relativo el metacónulo es más grande en el M1 que en el M2 y, por otro lado, está más expandido lingualmente; (2) metacono algo más desarrollado; (3) StB mucho más baja que la StC+D, en el M1 la cresta anterior de la StB termina en un punto mucho más bajo que el extremo posterior de la cresta posterior de la StC+D, lo inverso, aunque menos acentuado, ocurre en el M2, en el M1 el carácter más bajo de la cara anterior de este molar se debe a su contacto con el P3; (4) área de contacto entre el M1 con el M2 formando una pequeña muesca alargada, con su extremo lingual más alto que el labial; en el M2 una muesca similar ocurre en la porción anterior del molar mientras que en la cara posterior, en el contacto con el M3, la muesca está pobremente desarrollada. El M3, a diferencia de los M1-2, se caracteriza por su forma triangular dado que el metacónulo, prácticamente rudimentario, no forma una cuarta esquina al molar. Las cúspides StB y StC+D están desigualmente desarrolladas, siendo la StC+D mucho menos alta y robusta que la StB. El metacono, bien desarrollado, está ubicado en una posición algo retrasada en relación a la StC+D; su postmetacrista se dirige hacia atrás y luego labialmente, hasta terminar en la esquina metastilar del diente sin contactar a la cresta posterior de la cúspide StC+D.

**Comentarios.** *Stilotherium dissimile* fue el primer Caenolestidae fósil descrito, aunque originalmente como un miembro de la familia Microbiotheridae (Ameghino, 1887). El material tipo original sobre el que se basó la nominación de esta especie se ha perdido. Como fuera señalado por Marshall (1980, pág. 36-38), existe cierta incertidumbre acerca del destino de las colecciones realizadas por Carlos Ameghino en 1887 y que sirvieron en parte de base para la publicación realizada por Florentino Ameghino ese mismo año. Tal es el caso del ejemplar tipo de *S. dissimile*, el cual no pudo ser localizado durante los estudios realizados por Reig (1955), y que motivó que este autor decidiera seleccionar como neotipo al MACN 8464. En el catálogo de la Colección Ameghino del MACN figura como tipo de *S. dissimile* el ejemplar MACN 5723, pero cabe aclarar que este material no coincide con

la descripción original de esta especie (Ameghino, 1887). Por lo expresado que caben dudas si el MACN 5723 es el tipo designado originalmente o un neotipo seleccionado por Ameghino. Por lo tanto, aquí se sigue a autores previos (Reig, 1955; Marshall, 1976, 1980, 1982b) en la elección del ejemplar MACN 8464 como neotipo de *S. dissimile*.

El concepto de *S. dissimile* en la presente revisión coincide en gran parte con aquel de Marshall (1980, 1982b). Sin embargo, se excluyen del hipodigma de esta especie dado por Marshall (1982b) a los ejemplares MACN 5698, tipo de *Pichipilus exilis* y MACN 5720 tipo de *Halmarhiphus nanus*. En el primer caso, el ejemplar MACN 5698 constituye un Caenolestidae referible a *Stilotherium* sp. (véase más abajo), en el segundo, el MACN 5720, es referible a *Gaimanlestes? nanus*. Durante el transcurso de este estudio no fue posible establecer el estatus taxonómico de *G. captiva* y *G. minima* debido a que no se pudo contar con los materiales tipo correspondientes a dichas especies. En el caso del material tipo de *G. captiva* éste no pudo ser localizado entre los materiales de la colección Ameghino y respecto del tipo de *Garzonina minima* (MACN 5709) el mismo figura en el catálogo de la colección como una rama mandibular izquierda mientras que bajo ese número se aloja un fragmento mandibular derecho. Esta situación sumada al hecho que el material alojado bajo el número MACN 5709 no coincide con el figurado por Ameghino (1903, figs. 81 y 121) sugieren que dicho material no constituye el material tipo *G. minima*. Sin embargo, dado que Reig (1955) menciona que los materiales tipo de las especies *G. minima* y *G. captiva* no presentan caracteres que permitan diferenciarlas de *S. dissimile* y Marshall (1982b) incluye a estas especies en sinonimia con *S. dissimile* se optó por seguir a estos autores en la decisión de incluir en sinonimia con *S. dissimile* a *G. captiva* y *G. minima*. En cuanto a *Garzonina typica*, Reig (1955) consideró que ésta debería ser considerada una especie válida de *Stilotherium*: *Stilotherium typicum* (Reig 1955, pág. 63), y que *Parhalmarhiphus annectens* debería ser considerada sinónima de esta especie. Esta decisión fue tomada básicamente por la presencia, en los ejemplares referidos a *G. typica*, de una altura mandibular mayor que en los ejemplares referidos a *S. dissimile*. Marshall (1980) sugirió que ese no constituye un carácter de importancia y que la morfología dentaria es esencialmente la misma, por lo que consideró no está justificada su separación específica. En este sentido aquí se coincide con la apreciación de Marshall (1980) debido a que se ha observado que la altura mandibular es un carácter variable en las especies de Paucituberculata y, por otro lado, la morfología dentaria de *G. typica* difiere escasamente de la de los ejemplares referidos a *S. dissimile*.

Los especímenes referidos a *S. dissimile* muestran no solo variación en la altura mandibular sino también de otros caracteres que, en conjunto, son interpretados como variabilidad intraespecífica. La altura mandibular varía desde baja hasta alta (c.f. en la tabla de medidas los ejemplares MACN 8464, MACN 8465, MACN 8466 y MACN 5700, MACN 5701, MACN 5702). En el caso de las mandíbulas más altas, la mayor altura va acompañada del carácter más robusto de la mandíbula y de un engrosamiento en la porción sinfisaria posterior. Existen asimismo mandíbulas de altura intermedia como las de los ejemplares MACN 5717, MACN 5709 y MACN 5723. Un carácter notable es la variación del número de incisivos de tres a cuatro. En varios ejemplares que han conservado en buen

estado la porción mandibular anterior (PU 15238, MACN 8464, MACN 8466 y MACN 8467), se ha podido constatar la condición *staggered* del i3 (HersHKovitz 1995). En éstos es posible apreciar que el incisivo inmediato posterior al incisivo hipertrofiado presenta una extensión lingual de su raíz y se encuentra acuñado entre el i2 y el diente inmediato posterior lo cual evidencia su homología con el i3 del sistema de HersHKovitz. Entre el i3 y el p2 existen en el ejemplar tipo un alvéolo simple y tres dientes, en el PU 15238 dos alvéolos simples y dos dientes unirradiculados, y en el ejemplar MACN 8467 cuatro alvéolos. De esta manera, y al igual que en *Caenolestes* como fue señalado por Osgood (1924), la fórmula dentaria inferior de *S. dissimile* incluiría siete u ocho dientes antemolares. Otros caracteres que presentan cierta variación son: (1) presencia (MACN 8464, MACN 8467 y MACN 8465) o ausencia (MACN 8429, MACN 8456, MACN 5703 y MACN 5709) de talónido en el m4; en el caso de estar presente, el talónido puede estar representado por una pequeña expansión posterior uni- o bicuspidada; (2) largo del p2 (más corto en los ejemplares MACN 5701 y MACN 5702 que, por ejemplo en MACN 5700 y MACN 8464); (3) robustez de los molares (en el tipo, MACN 8429 y MACN 8465 los molares son más robustos que, por ejemplo, en los MACN 8466 y MACN 5709).

*Stilotherium* cf. *dissimile*

**Material referido.** MLP 91-IX-1-50, un m1 derecho aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, “ Colloncurensis”, Fm. Collón Curá. Cañadón del Tordillo, Pcia. de Neuquén, Argentina. El ejemplar MLP 91-IX-1-50 fue colectado por personal del MLP y Duke.

**Medidas.** Tabla 11.

**Descripción y comentarios.** El ejemplar MLP 91-IX-1-50 constituye un Caenolestidae dado que presenta un muy reducido hipoconúlido, el que está fuertemente comprimido anteroposteriormente. Puede ser referido a *Stilotherium* sobre la base de la presencia de los siguientes caracteres: metacónido y protocónido apareados en un eje perpendicular al eje antero-posterior del molar, entocrístida larga que contacta posteriormente al metacónido siendo la altura de la entocrístida en este punto subigual a la altura de la crístida oblicua.

De las dos especies reconocidas de *Stilotherium*, *S. dissimile* y *S. parvum* sp. nov (véase más abajo), el ejemplar MLP 91-IX-1-50 muestra mayores afinidades con la primera de ellas dado que son de tamaño y gracilidad similar. Sin embargo, presenta ciertas diferencias con el molar homólogo de *S. dissimile*: el paracónido está más próximo al metacónido, por lo que el trigónido es proporcionalmente más corto; la paracrístida es más corta, la entocrístida es proporcionalmente más alta distalmente y el cóngulo anterobasal es más robusto.

En *S. dissimile* se conoce una variación intraespecífica importante, si bien ninguna de las diferencias observadas entre el MLP 91-IX-1-50 y *S. dissimile* se expresan en dicha variabilidad. A pesar de esto no se puede descartar la posibilidad de que las características propias del MLP 91-IX-1-50 caigan dentro del rango de variación de *S. dissimile*. Debido a lo expresado y a lo fragmentario del material, el espécimen MLP 91-IX-1-50 es referido como *Stilotherium* c.f. *dissimile*.

#### 1.2.1.b

*Stilotherium parvum* sp. nov.

Lam. 3, figs. G-P

**Etimología.** Del latín *parvum*, pequeño, en referencia a su menor tamaño respecto de *S. dissimile*.

**Tipo.** MPEF-PV 5830, una rama mandibular derecha con alvéolo del i2-3, dos alvéolos simples, raíz anterior y alvéolo posterior del p2, raíces del p3, m1-3 enteros y alvéolo del m4 (Lam. 3, figs. G-I).

**Hipodigma.** El tipo y MPEF-PV 4756, una rama mandibular izquierda con los m2-4; MPEF-PV 4802, un M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4861, un M1 izquierdo aislado (Lam. 3, figs. M-P); MPEF-PV 4888, un M2 derecho aislado; MPEF-PV 4801, un M2 derecho aislado (Lam. 3, figs. J-L) y MEF 4701, un M?2 derecho.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Fm. Sarmiento, Mbo. Colhué-Huapí. Localidad Gran Barranca, Dto. de Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina. Los ejemplares MPEF-PV 4801, MPEF-PV 4802 y MPEF-PV 4701 proceden del nivel C; el MPEF-PV 4888 procede del nivel B y el MPEF-PV 4861 procede de superficie (mono este). Todos los materiales fueron colectados por personal del MLP y Duke.

**Medidas.** Tablas 11 y 12

**Diagnosis.** *S. parvum* se diferencia de *S. dissimile* por los siguientes caracteres: (1) menor tamaño, (2) molares inferiores más globosos, (3) porción distal de las entocrístidas de los m2-3 proporcionalmente más altas, (4) presencia de un cóngulo posterior en los m2-3, (5) M2-3 con metacónulo de mayor tamaño y (6) paracono de los M1-2 presente.

**Descripción.** El ejemplar tipo presenta una rama mandibular baja y de altura relativamente uniforme. En vista dorsal se estrecha por detrás del i3 y por delante del p2 coincidiendo con un área deprimida de la cara labial. Labialmente se aprecian dos forámenes mentonianos, uno moderadamente desarrollado por debajo de la raíz anterior del m1, y un segundo foramen de menor tamaño por debajo de la raíz posterior de dicho molar. En la cara lingual, la sínfisis mandibular se extiende posteriormente hasta la

altura de la raíz anterior del p3. Por detrás del alvéolo del i2 se observan dos pequeños alvéolos ubicados uno al lado del otro, siguiendo un eje perpendicular a la serie dentaria. El más lingual de los dos presenta la condición *staggered* y, por lo tanto, corresponde al i3; el más labial, por su parte, corresponde al i4. Por detrás, cuatro alvéolos se suceden antes de las raíces del p3; éstos podrían representar al canino y p1, ambos unirradiculados, y al p2 birradicado, del cual se conservó además la raíz anterior. A juzgar por los alvéolos del p2 y raíces del p3, el p2 era de menor tamaño que el p3. La serie molar, exceptuando el m4 que está representado sólo por su alvéolo, presenta un grado de desgaste importante. Los molares son de aspecto algo globoso. Los cíngulos anterobasales son largos en los m2-3 mientras que en el m1 el cíngulo anterobasal es corto dado que se extiende posteriormente sólo hasta la base del protocónido. Los trigónidos son más estrechos y cortos que los talónidos. Estas relaciones muestran un gradiente a lo largo de la serie que va desde un trigónido corto y estrecho en el m1 a menos estrecho y más largo en el m3. La estructura del trigónido del m1, en cuanto a morfología de cúspides y crístidas, difiere de aquella de los m2-3. En el m1 el paracónido se encuentra poco diferenciado en comparación al metacónido y la paracrístida es prácticamente recta y subigual en largo a la metacrístida. En los m2-3 el para- y el metacónido son subiguales en tamaño y la paracrístida es curva presentando la porción de la postparacrístida más perpendicular al eje anteroposterior del molar y la preprotocrístida más paralela a dicho eje. Esta relación entre crístidas es más evidente en el m3 que en el m2. A pesar del desgaste, es posible determinar en los m1-3 que los entocónidos son gráciles y que presentan entocrístidas largas, las cuales contactan a los metacónidos posteriormente. En el m3 donde el desgaste es menor, se observa que la entocrístida es ligeramente oblicua en su extremo proximal y luego se curva hasta contactar posterior y lingualmente con el metacónido. Las esquinas posterolabiales de los m1-3 están muy desgastadas, por lo que tanto la crístida oblicua como la posterocrístida se evidencian sólo por sus bases. Los hipocónidos son robustos y salientes labialmente y los hipocónulidos, muy poco desarrollados, se encuentran comprimidos en sentido anteroposterior. En la cara posterior del m3, por debajo de la posterocrístida existe un delicado cíngulo posterior, el que recorre la base del molar en dirección labio-lingual. Finalmente, el m4 habría sido un diente prácticamente vestigial, siendo el tamaño de su alvéolo la mitad del tamaño del alvéolo de la raíz posterior del m3.

El ejemplar MPEF-PV 4756 presenta la rama mandibular baja en relación al tamaño de los dientes. Labialmente muestra un foramen mentoniano a la altura de la raíz anterior del m2. Al igual que el ejemplar tipo, tiene un importante grado de desgaste y en todos sus rasgos coincide con el MPEF-PV 5830: molares algo globosos, trigónidos más estrechos que los talónidos, especialmente en el m2, cíngulos anterobasales de los m2-3 largos, superando hacia atrás el límite trigónido-talónido, trigónidos con los para y metacónidos aproximadamente del mismo tamaño y metacónido a la misma altura que el protocónido, entocónidos gráciles y entocrístidas ligeramente curvas con la concavidad lingual. Dado el menor desgaste de las posterocrístidas, es posible determinar que éstas son levemente oblicuas en relación con el eje dentario, especialmente en el m3. Los hipoconúlidos se diferencian poco de la posterocrístida y se ubican próximos a los entocónidos y posteriormente a éstos. Al igual que

en el tipo se observa en el m3 la presencia de un cíngulo posterior, por debajo de la posterístida, que no alcanza el extremo labial del hipocónido. Este cíngulo posterior está presente y es más desarrollado en el m2. El m4 es unirradicado, de tamaño pequeño a vestigial. Su cara lingual está desgastada, si bien se pueden diferenciar aun el paracónido (de pequeño tamaño) y el protocónido (más desarrollado). El talónido está reducido a un cíngulo posterior.

Los ejemplares MPEF-PV 4802, 4861, 4888 y 4801 son molares superiores aislados. Sobre la base de sus relaciones de contacto con los dientes anteriores y posteriores y de acuerdo al desarrollo relativo de los metacónulos los dos primeros son considerados M1 y los dos últimos M2. Los M1 se caracterizan por ser molares más cuadrangulares debido al mayor desarrollo lingual del metacónulo. Esta cúspide es sumamente baja respecto del protocono y se encuentra muy expandida posteriormente, superando la pared posterior del metacono y cúspide StC+D. Por esta razón, con escaso desgaste adquiere un aspecto de plataforma que recorre la esquina posterolingual del molar. Las cúspides StB y StC+D están desigualmente desarrolladas, siendo la StC+D más alta y robusta que la StB. Labialmente, desde el extremo distal de la cresta anterior de la StB se desarrolla un cíngulo anterolabial que llega hasta la base de la corona, mientras que desde el extremo distal de la cresta posterior de la StC+D se aprecia un cíngulo posterolabial que también alcanza la base de la corona. El metacono persiste como una cúspide importante aunque es más baja y menos robusta que la StC+D; es coalescente con esta cúspide estilar y está apareada a ésta siguiendo un eje perpendicular a la serie dentaria. La postmetacrista es relativamente larga y se une posteriormente a la esquina metastilar del diente. La premetacrista es más corta y termina anteriormente en la cara lingual y anterior de la StC+D. Por debajo de la posmetacrista y recorriendo la pared posterior del metacono se extiende la cresta postmetaconular. El área de contacto con el M2 queda delimitada por la porción distal de la cresta postmetaconular y el cíngulo posterolabial de la StC+D. En la cara anterior del molar el contacto con el P3 es más bajo que con el M2 y está representado por un surco vertical limitado labialmente por el cíngulo anterolabial de la StB. Entre los ejemplares MPEF-PV 4802 y MPEF-PV 4861 existen ciertas diferencias dadas por el mayor desarrollo del cíngulo anterior del molar y anterolabial de la StB y un desarrollo algo mayor del metacono en el MPEF-PV 4802. En cuanto a los ejemplares MPEF-PV 4888 y MPEF-PV 4801, ambos considerados M2, se caracterizan por presentar una expansión lingual del metacónulo menor que en los M1 y un tamaño subigual de las StB y StC+D. Al igual que en los M1 existe un paracono vestigial ubicado en la cara anterolingual de la StB. En los M2 se puede apreciar una muy débil postparacrista que corre en forma descendente y de manera vertical sobre la cara lingual de la StB. Los M2 se asemejan a los M1 en cuanto a la posición relativa de la StC+D y metacono y en el desarrollo de esta última cúspide. Las áreas de contacto con los M1 y M3 se encuentran prácticamente a la misma altura y están representadas por surcos estrechos, de los cuales el anterior está limitado dorsalmente por el cíngulo anterolabial de la StB y el posterior por la cresta postmetaconular y por el cíngulo posterolingual de la StC+D.

El ejemplar MEF 4701 es un molar superior muy desgastado en el cual no se pueden reconocer las áreas de contacto con los dientes anteriores y posteriores, por lo que es difícil establecer

su *locus*; no obstante, dado el grado de desarrollo de su metacónulo este molar podría constituir, con mayor probabilidad, un M2.

**Comentarios.** *Stilotherium* era hasta ahora conocido por una única especie, *Stilotherium dissimile*. La nueva especie aquí descrita es aproximadamente un 20% más pequeña que *S. dissimile* y un 10% más pequeña que *Gaimanlestes aktites* constituyendo así el cenoléstido de menor tamaño conocido hasta el momento. Además de su menor tamaño absoluto, una de las diferencias más significativas respecto de *S. dissimile* es la presencia de un cingulo posterior que recorre la pared posterior de los m2-3 por debajo de la postcrístida, un carácter único entre los Paucituberculata.

Los molares superiores asignados a *S. parvum*, todos ellos aislados, pudieron ser ubicados en sus *loci* gracias a que se observaron en ellos las mismas diferencias presentes entre los M1-2 de *S. dissimile*. En cuanto a las diferencias el M1 de *S. parvum* presenta en comparación con *S. dissimile*, sus mitades anterior y posterior de ancho similar; en *S. dissimile*, en cambio, la mitad anterior es ligeramente más ancha que la posterior. A diferencia de la especie tipo, los M2-3 de *S. parvum* tienen los metacónulos proporcionalmente más expandidos posteriormente, fundamentalmente en el M2, donde se extienden hasta la altura de la esquina metastilar, mientras que en *S. dissimile* terminan más anteriormente. En cuanto a su superficie oclusal, los metacónulos de *S. parvum* representan aproximadamente el 16% de la superficie oclusal total de los molares, mientras que en *S. dissimile* sólo el 12 %.

Ameghino (1902c) había mencionado la presencia de restos de *Garzonia* sp. en niveles colhuehuapenses; por toda descripción había señalado su muy pequeño tamaño por lo cual se podría sospechar que dicho espécimen podría constituir un ejemplar referible a *S. parvum*. Sin embargo, hasta el momento, no se ha encontrado en las colecciones del MACN ningún espécimen rotulado como *Garzonia* sp. y que tenga por procedencia dichos niveles.

*Stilotherium* aff. *parvum*

Lám. 3, figs. Q-S

**Material referido.** MLP 77-VI-13-10, fragmento mandibular derecho con m3-4 y alvéolos del m2 (Lám. 3, figs. Q-S); MPEF-PV 4818, rama mandibular derecha con los alvéolos de los m2 y m4 y talónido de m3 y MPEF-PV 4796, un m2 derecho aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Fm. Sarmiento, Mbo. Colhué-Huapí. Todos los ejemplares proceden de la localidad Gran Barranca, Dto. de Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina. Los ejemplares MPEF-PV 4796 y MPEF-PV 4818 proceden del nivel "C"; el ejemplar MLP 77-VI-13-10 fue colectado por Hebe Herrera, el resto de los ejemplares por personal del MLP y Duke.



## Medidas. Tabla 11.

**Descripción y comentarios.** El ejemplar MLP 77-VI-13-10 es un resto fragmentario, aunque los molares presentan un muy buen estado de preservación dado su escaso desgaste. A juzgar por los alvéolos del m2, este diente habría sido claramente más grande que el m3 preservado. En el m3 la diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido es marcada. En el trigónido, el para- y el metacónido son aproximadamente del mismo tamaño, se encuentran bien separados entre sí y el metacónido está ubicado a la misma altura que el protocónido. La postparacristida y preprotocristida muestran la misma orientación que en *S. parvum* y *S. dissimile*. El cíngulo anterobasal es largo, extendiéndose posteriormente hasta el hipocónido; un rasgo notable del cíngulo es su gran anchura. El talónido tiene una cuenca profunda. El entocónido es grácil. La entocristida es distalmente alta, más aún que la cristida oblicua en su porción distal, y es levemente curva en su recorrido hacia la cara posterior del metacónido. La postcristida es oblicua, sin solución de continuidad con el hipoconúlido. El hipoconúlido, prácticamente no diferenciable como cúspide debido a su gran compresión anteroposterior, está separado del entocónido por un amplio surco. El m4 es unirradicado y vestigial, no presenta talónido, y la única cúspide presente podría ser homóloga al protocónido. El ejemplar MPEF-PV 4818, el cual ha preservado el talónido del m3, se diferencia del molar homólogo del MLP 77-VI-13-10 sólo por su tamaño algo mayor, pero coincide con este último en las proporciones de tamaño entre los m2-4, inferidas a partir de los alvéolos preservados.

El MPEF-PV 4796 constituye un m2 aislado. En líneas generales se aproxima a la morfología del m3 del ejemplar MLP 77-VI-13-10: tamaño pequeño, cíngulo anterobasal bien desarrollado y extendido posteriormente hasta la base del hipocónido, entocristida distalmente alta, más alta que la cristida oblicua, igual proporción de tamaño entre el para-, el meta- y el protocónido e igual relación espacial entre estas cúspides. Las principales diferencias son: tamaño mayor, aproximadamente un 20 % más grande, mayor diferencia en ancho trigónido talónido, cíngulo anterobasal más angosto, postcristida algo menos oblicua al eje dentario, cíngulo anterobasal más vertical a la altura del trigónido y presencia de un cíngulo posterior, por debajo de la postcristida. Exceptuando el último carácter, los restantes diferencian a los m2-3 de *S. dissimile* y *S. parvum*; por lo tanto permiten inferir que este molar es homólogo al m2 de dichas especies.

El conjunto de ejemplares descritos puede ser referido a *Stilotherium* sobre la base de la presencia de dos de sus caracteres diagnósticos, a saber: el tamaño subigual de los paracónidos y metacónidos de los m2-3 y los cíngulos anterobasales largos. Presenta además una similitud morfológica con *S. parvum* en cuanto a su tamaño y comparte con esta especie el carácter alto de los extremos distales de las entocristidas y la presencia de un cíngulo posterior, por lo menos en el m2. Las principales diferencias con *S. parvum* son la mayor gracilidad de los molares, la mayor altura de las entocristidas respecto de la cristida oblicua de los m2 y m3, el paracónido algo menos lingual en el m2 y la ausencia de cíngulo posterior en el m3. La razón de referir los ejemplares MLP 77-VI-13-

10, MPEF-PV 4818 y MPEF-PV 4796 a *Stilotherium* aff. *parvum* se debe al hecho de que, si bien los especímenes muestran varios de los caracteres diagnósticos de *S. parvum*, difieren claramente del holotipo en los caracteres mencionados más arriba. Debido a la escasez de materiales referidos a *S. parvum* y no pudiendo evaluar si las diferencias señaladas son o no la expresión de variabilidad intraespecífica de *S. parvum* es que se refiere dichos materiales a *Stilotherium* aff. *parvum*.

*Stilotherium* sp.

**Material referido.** MACN 5698 tipo de *Pichipilus exilis* Ameghino, 1891b, pág. 307., 1894, pág. 351; 1898, pág. 186; una rama mandibular izquierda con el m3, alvéolo posterior del m1, alvéolos del m2 y m4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Santacrucense, Fm. Santa Cruz. Monte Observación, Pcia. de Santa Cruz, Argentina.

**Medidas.** Tabla 11.

**Descripción y comentarios.** *Pichipilus exilis* fue nominado por Ameghino (1891b) y señalado como el mamífero probablemente más pequeño conocido hasta entonces. Marshall (1976, 1980, 1982b) reconoció a *P. exilis* como un sinónimo junior de *S. dissimile*. El MACN 5698 es un material sumamente fragmentario, que ha preservado un único molar, el m3, el cual se encuentra muy desgastado. Por lo que es posible observar este ejemplar puede ser referido a los Caenolestidae sobre la base de la presencia de un m4 unirradicado, algo que ya había sido mencionado por Ameghino como m4 rudimentario, y porque muestra un hipoconúlido reducido y comprimido anteroposteriormente. Entre los representantes de esta familia presenta una de las sinapomorfías de *Stilotherium*: para- y metacónido subiguales en tamaño; adicionalmente, el metacónido no se encuentra adelantado respecto del protocónido. Por la presencia de los caracteres mencionados es que el MACN 5698 fue asignado a *Stilotherium*, pero la determinación específica es incierta ya que no es posible evaluar aquellos rasgos que son diagnósticos de cada una de las especies de este género, por lo que aquí se lo asigna a *Stilotherium* sp.

## 1.2.2

*Pliolestes* Reig, 1955

**Especie tipo.** *Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955.

**Especies incluidas.** La especie tipo y *P. venetus* Goin, Montalvo y Visconti, 2000.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Tardío-Plioceno Temprano, Argentina central.

**Diagnosis revisada.** Se diferencia de los restantes géneros de la familia por la siguiente combinación de caracteres: (1) coronas de los molares inferiores basalmente anchas, (2) p3 reducido, (3) metacónido del m1 retrasado respecto del protocónido, (4) presencia de una plataforma lingual a la entocrístida del m1, (5) metacónido de los m2-3 adelantado en relación al protocónido y (6) crístida oblicua de los m2-3 más alta que la entocrístida.

**Comentarios.** Cuando Reig (1955) dio a conocer este género, había reconocido ciertas afinidades con el canolestino *Phonocdromus*. Del mismo modo lo hicieron Pascual y Herrera (1973) si bien, adicionalmente, estos autores realizaron una comparación detallada con los restantes representantes de la subfamilia lo que los llevó a concluir que *Pliolestes* era similar a los cenoléstidos actuales en varios caracteres entre los que destacaron las similitudes con *Rhyncholestes*, en la morfología del trigónido del m1, y con *Caenolestes* y *Lestoros* en la longitud de la región antemolar y la proximidad de para y metacónido de los m2-3.

Con posterioridad, Marshall (1976) y Marshall y Pascual (1977) consideraron que, dentro de los caenolestinos, *Pliolestes* conformaba junto con *Phonocdromus* y *Pichipilus* un grupo estructural distinto del compuesto por *Stilotherium* y *Pseudalmarhiphus*; entre estos taxones sus mayores afinidades habrían sido con *Pichipilus osborni*, el cual sería su ancestro.

Para reforzar estas ideas acerca de los grupos principales de Caenolestinae Marshall (1980) reconoció la tribu Pichipilini y reunió en ella a *Pliolestes*, *Phonocdromus* y *Pichipilus*, una decisión taxonómica también seguida por Marshall *et al.* (1990), aunque elevando el agrupamiento al rango subfamiliar; este arreglo fue posteriormente sustentado por los resultados de la filogenia de los Pichipilinae realizada por Ortiz Jaureguizar (1997).

Con el descubrimiento de nuevos restos referidos a *Pliolestes* Goin *et al.* (1994) discutieron sus posibles afinidades concluyendo que *Pliolestes* podría constituir el grupo hermano de los restantes Pichipilinae. Mas tarde Oliveira *et al.* (1996), Goin *et al.* (MS-a-), Abello (2000) y Abello *et al.* (2004) señalaron que *Pliolestes* estaba más cercanamente emparentado a los cenoléstidos actuales, una propuesta corroborada en el presente estudio.

De acuerdo a los resultados del análisis filogenético realizado, aquí se brinda una diagnosis revisada del género, la cual incluye los caracteres 1, 2, 4 y 5 mencionados previamente por Reig (1955) y Pascual y Herrera (1973) para *P. tripotamicus*, la única especie reconocida hasta entonces para el género, y los caracteres 3 y 6 no considerados previamente como rasgos diagnósticos. De todos ellos sólo los dos primeros constituyen autapomorfías del género. En cuanto al carácter 1 aquí se interpretó que la expresión “coronas de los molares inferiores basalmente anchas” es equivalente a la

expresión “globosa” dada por Pascual y Herrera (1973) para describir la forma del m2 de *P. tripotamicus*. La reducción del p3 (carácter 2) es en *Pliolestes* marcada en comparación con *Stilotherium* y *Gaimanlestes* y menor en relación con los géneros actuales, pero como puede verse en la Tabla 9.b, el p3 es muy reducido en comparación con el m1, constituyendo un rasgo único entre los cenolestidos. Los caracteres 3 y 4 están relacionados con la morfología del m1, la posición retrasada del metacónido del m1 (carácter 3) y con la presencia de una plataforma entre el metacónido y el entocónido (carácter 4) son rasgos derivados compartidos con los cenolestidos actuales y aún desconocidos en *Caenolestoides*. Pascual y Herrera (1973) ya se habían referido a la presencia de esta plataforma pero distinguieron en ella una fosétida; aquí se interpretó que no existe tal fosétida sino que ésta es la resultante de la forma curva de la entocrístida que de esta manera conforma la pared labial de dicha “fosétida”. La posición de las cúspides de los trigónidos de los m2-3 es variable entre los miembros de los Caenolestidae. *Pliolestes* comparte únicamente con *Gaimanlestes* el adelantamiento del metacónido en relación al protocónido (Carácter 5). Además, *Stilotherium* y *Rhyncholestes* presentan los para y metacónidos bien separados entre sí, mientras que en *Pliolestes*, *Caenolestes*, *Lestoros*, *Gaimanlestes* y *Caenolestoides* están próximos. El carácter 6 es otro de los rasgos compartido con los cenolestidos vivientes, la diferencia de alturas entre la crístida oblicua y la entocrístida es moderada en *Pliolestes* y mucho más acentuada en *Rhyncholestes*, *Caenolestes* y *Lestoros*. En el m1 en cambio, la diferencia de alturas entre ambas crístidas es comparable a la de *Caenolestes*, *Rhyncholestes* por su parte es el que muestra la mayor diferencia de altura.

#### 1.2.2.a

*Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955

Lám. 4, figs. A-F

*Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955, pág. 67.

**Tipo.** MACN 9971, un fragmento mandibular izquierdo conservando el p3 y el m2, alvéolos de los p1, p2, m1, m3 y parte del alvéolo del m4 (Reig, 1955, fig. 3; Marshall, 1976, fig. 1 d-f, Pascual y Herrera, 1973, Lám. I, fig. 1-2, Lám. II, fig. 1-2; Lám. 4, figs. A-B).

**Hipodigma.** El tipo y MLP 57-VII-23-49, un fragmento anterior de la rama mandibular izquierda con el i2, 3 a.s. y p3-m1 completos (Pascual y Herrera, 1973, Lám. I, fig. 3-4, Lám. II, fig. 3-4; actualmente el ejemplar tipo carece de p3; Lám. 4, figs. C-D de este trabajo); MLP 91-VII-2-1, un fragmento mandibular izquierdo conservando el m3, el alvéolo del m4 y la rama ascendente casi completa (Goin *et al.*, 1994, fig. 2; Lám. 4, figs. E-F de este trabajo).

**Distribución cronológica y geográfica.** Plioceno Temprano, Edad-mamífero ?Chapadmalalense, “Formación” Irene. El tipo MACN 9971 procede de la zona de Tres Arroyos, sobre las márgenes del

río Quequén Salado, cerca de la estación Oriente, Partido de General Dorrego, Pcia. de Buenos Aires, Argentina. Los ejemplares MLP 57-VII-23-49 y MLP 91-VII-2-1 fueron exhumados en las márgenes del Río Quequén Salado, en la localidad Paso del Médano, aguas abajo del sitio de hallazgo del tipo.

**Medidas.** Tabla 11.

**Nueva diagnosis.** *P. tripotamicus* se diferencia de *P. venetus* por los siguientes caracteres: (1) tamaño mayor, (2) metacónido proporcionalmente más retrasado en relación al protocónido, (3) crístida oblicua y entocrístida más próximas distalmente, (4) extremo distal de la crístida oblicua más lingualmente ubicado, (5) plataforma externa a la entocrístida más desarrollada y (6) m1 basalmente más ancho.

**Comentarios.** Hasta el momento *Pliolestes tripotamicus* era conocida sólo por su ejemplar tipo (MMP 9971) y por el espécimen MLP 57-VII-23-49. Aquí se propone referir también a esta especie el ejemplar MLP 91-VII-2-1 (un fragmento mandibular derecho con el m3), previamente referido como *Pliolestes* cf. *P. tripotamicus* por Goin *et al.* (1994). De la comparación de los especímenes referidos a *P. tripotamicus* y las series dentarias inferiores completas de cenoléstidos actuales se concluyó que las diferencias observadas entre el m3 del MLP 91-VII-2-1 y los m1-2 de los restantes ejemplares de *P. tripotamicus* responden a variaciones dadas por su posición en la serie molar. En comparación con el m1 del MLP 57-VII-23-49, el paracónido y el metacónido del MLP 91-VII-2-1 están muy próximos entre sí, estando el segundo adelantado en relación al protocónido. En el talónido no se desarrolla una plataforma externa a la entocrístida, siendo esta crístida distalmente menos labial y por lo tanto menos próxima a la crístida oblicua. Comparado con el MMP 9971 (un m2) la entocrístida es algo menos curva y más separada distalmente de la crístida oblicua, el hipoconúlido se encuentra más separado del entocónido y la diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido es menor. Con excepción de la ausencia de plataforma lingual en los m2-3, las variaciones en las disposiciones de la entocrístida y crístida oblicua, las diferencias en las estructuras de los trigónidos entre los m1-3 y la posición del hipoconúlido también se observan en algunas especies de cenoléstidos como *C. fuliginosus* y *R. raphanurus*.

Además de las comparaciones con los cenoléstidos vivientes, los MMP 9971, MLP 57-VII-23-49 y MLP 91-VII-2-1 fueron confrontados con el MLP 94-II-I-120, una rama mandibular que ha preservado el i2 y los p3-m4 completos, referido aquí como *Pliolestes* sp. (véase más abajo). Aunque no es posible asignar el MLP 94-II-I-120 a *P. tripotamicus*, este ejemplar permite conocer la variación de algunos caracteres a lo largo de la serie molar en *Pliolestes*. Dicho gradiente se expresa entre el m2 y m3 en una disminución marcada de tamaño del m3 en relación al m2 y una menor diferencia en el ancho trigónido/talónido del m3 con respecto al m2, principalmente a nivel de la base de la corona. Coincidentemente, estas diferencias de tamaño y proporciones entre los molares del MLP 94-II-I-120

son igualmente expresadas entre los m1-2 de *P. tripotamicus* y el único molar (m3) del MLP 91-VII-2-1.

Dado que el conjunto de rasgos morfológicos presentes en el ejemplar MLP 91-VII-2-1 son los esperables para un m3 que tenga por m1-2 a los de los especímenes MLP 57-VII-23-49 y MMP 9971, es que se asigna aquí el ejemplar MLP 91-VII-2-1 a *P. tripotamicus*.

En relación a *P. venetus*, *P. tripotamicus* muestra cierta acentuación de algunos rasgos, por ejemplo, la corona del m1, único molar comparable, es basalmente más ancha, la plataforma externa a la entocrístida es labiolingualmente más amplia, la entocrístida es distalmente más próxima al extremo distal de la crístida oblicua y metacónido del m1 más retrasado. Todos estos rasgos hacen que la morfología de *P. tripotamicus* parezca ser más derivada que aquella de *P. venetus*.

*Pliolestes cf. tripotamicus*

Lám. 4, figs. G-H

**Material referido.** MLP 94-II-I-120, rama mandibular derecha con i2, porción labial de dos a.s., dos a.s. enteros, alvéolos del p2 y p3-m4 muy gastados.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Plioceno Temprano, Edad-mamífero ?Chapadmalalense, “Formación” Irene. Localidad de Paso de la Tufa (1.4 Km. aguas arriba de la localidad Paso del Médano), Partido de General Dorrego, Pcia. de Buenos Aires, Argentina.

**Medidas.** Tabla 11.

**Descripción.** La rama mandibular del ejemplar MLP 94-II-I-120 es alta en comparación con los restantes cenoléstidos. La rama ascendente está representada sólo por su parte basal, ubicándose entre ésta y el m4 un pequeño foramen retrodentario. La sínfisis, que es más alta en su porción anterior, coincide en toda su extensión con el abultamiento producido por el recorrido lingual del i2. En su extremo anterodorsal se observa un reborde óseo que se desarrolla a la altura de los alvéolos anteriores a los correspondientes al p2, no pudiéndose determinar su extensión más anterior debido a la rotura de la pared lingual en esta área. Hacia atrás el área sinfisaria alcanza un punto ubicado a la altura de la raíz posterior del p3. Labialmente se presentan un par de forámenes mentonianos. El anterior, de mayor tamaño, se ubica por debajo de la raíz anterior del m1, mientras que el segundo lo hace por debajo de la raíz posterior del m1. El foramen anterior muestra anteriormente un área fuertemente excavada que se extiende hasta el borde alveolar del i2. Esto hace que a este nivel la mandíbula sea más angosta anterior que posteriormente (una rasgo visible en vista oclusal).

A juzgar por los alvéolos anteriores al p3 los dientes se implantaban próximos entre sí, por lo que esta porción mandibular era relativamente corta semejante a la de *C. fuliginosus* y *L. inca* y diferente en este sentido a *R. raphanurus*. Entre el i2 y el p3 existen seis alvéolos, de los cuales, teniendo en cuenta las piezas homólogas de los cenoléstidos, los dos últimos corresponderían al p2 birradiculado. Por delante del p3 la única pieza dentaria conservada, aunque parcialmente, es el i2. Su posición con respecto al eje mandibular es oblicua, dado que su extremo proximal está ubicado más lingualmente que el distal. Dicha ubicación produce, como se ha mencionado, un abultamiento que marca su extensión más posterior, alcanzando aproximadamente la raíz posterior del m1. De la porción visible del i2 se puede observar que la capa de esmalte cubre sólo la cara labial, es de sección oval y su eje mayor se orienta anteroposteriormente.

El p3 es un diente pequeño y no difiere mayormente de su homólogo presente en las especies *P. tripotamicus* y *P. venetus*. Presenta una única cúspide y un talónido relativamente amplio y de cuenca poco profunda. La cúspide tiene su cara anterior algo redondeada y desarrolla posteriormente una cresta que limita labialmente al talónido.

La serie molar muestra un fuerte desgaste. El m1 tiene el metacónido retrasado en relación al protocónido y subigual al paracónido en su desarrollo. Ambas cúspides, paracónido y metacónido, son reducidas en relación al protocónido. El talónido es más largo que el trigónido y más estrecho anterior que posteriormente, debido a la proximidad distal de la entocrístida y de la crístida oblicua. Si bien la primera es apenas visible, la segunda es más alta que la entocrístida y se extiende claramente desde el hipocónido hacia la protocrístida de manera oblicua. La posterístida es oblicua con respecto al eje dentario. Tanto el entocónido como el hipoconúlido se encuentran desgastados prácticamente hasta su base, aunque es posible diferenciar al hipoconúlido ubicado en una posición más bien posterior al entocónido. La cara labial del m1 no es vertical sino oblicua, debido a que el diente se torna más ancho hacia su base. Anteriormente presenta un cingulo fuerte y corto que no sobrepasa posteriormente la constricción trigónido-talónido. Tanto en el m2 como en el m3 las coronas están arrasadas. Sin embargo, a juzgar por la porción anterior preservada del m2, tanto el paracónido como el metacónido estaban próximos. Al igual que en el m1, la cara labial es poco vertical, presentando un cingulo anterobasal fuerte y corto. A diferencia de los m1-2, el m3 presenta una menor diferencia en el ancho trigónido-talónido, es más pequeño que el m2 y su cingulo labial es más largo, alcanzando la base del hipocónido. El m4 es el diente de menor tamaño de la serie y, como en todos los cenoléstidos, es reducido y unirradiculado. El cingulo labial, a diferencia de los m1-3, es largo y se extiende hasta el extremo posterior del molar. Lingualmente se puede apreciar la diferencia de tamaño entre para y metacónido, ambas cúspides están próximas entre sí y la primera se encuentra fuertemente reducida con respecto a la segunda. En el talónido el entocónido y el hipoconúlido se encuentran próximos y separados por un surco suave.

**Comentarios.** El ejemplar MLP 94-II-I-120 es referido a *Pliolestes* en base a la presencia de un p3 reducido y molares de coronas anchas en la base. Otro de los caracteres diagnósticos del género

presente en este ejemplar es la posición anterior del metaconido en relación al protoconido de los m2-3. Si bien en el MLP 94-II-I-120 las coronas de estos molares presentan un grado de desgaste importante, es posible determinar, por lo menos en el m2, este último carácter mencionado. Comparado con *P. tripotamicus* y *P. venetus*, el nuevo ejemplar es de mayor tamaño, siendo la diferencia de tamaño con la primera de estas especies menos marcada; en tamaño total, el MLP 94-II-I-120 es más semejante a *P. tripotamicus* que a *P. venetus*. Asimismo se diferencia de estas especies por la altura proporcionalmente mayor de la rama mandibular, la presencia de un p3 proporcionalmente más pequeño y, en el m1, por el menor diámetro transversal del trigonido en relación al talonido. Comparado con *P. venetus*, la cara labial del m1 presenta mayor pendiente. Comparado con *P. tripotamicus*, tanto el m1 como el m2 presentan cíngulos labiales más fuertes mientras que en el m3 el cíngulo es más horizontal y se extiende más posteriormente. Debido al grado de desgaste de los molares, varias características del m1 que diferencian a las especies del género, no pueden ser evaluadas. Si bien el MLP 94-II-I-120 presenta diferencias con ambas especies de *Pliolestes*, las diferencias existentes con *P. tripotamicus* pueden considerarse menos importantes que las presentes con *P. venetus*. En vista de las diferencias señaladas con las especies de *Pliolestes* se opta por referir el nuevo material como *Pliolestes* cf. *tripotamicus*.

#### 1.2.2.b

*Pliolestes venetus* Goin, Montalvo y Visconti, 2000

Lám. 4, figs. I, L,

**Tipo.** GHUNLPam 2339, un fragmento mandibular izquierdo con porción basal del i2, cuatro a.s. y los p2-m1 completos (Goin, Montalvo y Visconti, 2000, fig. 11; Lám. 4, figs. I, L, en este trabajo)

**Hipodigma.** El tipo y GHUNLPam 5458, un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los m2-4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Tardío, Edad-mamífero Huayqueriense, Fm. Cerro Azul. El ejemplar tipo procede de la localidad de Bajo Giuliani, Dto. Capital y el GHUNLPam 5458 de Laguna Chihué, Dto. de Guatraché, Pcia. de La Pampa, Argentina. El tipo fue colectado por C. Montalvo y el GHUNLPam 5458 por C. Montalvo y G. Visconti.

**Medidas.** Tabla 11.

**Diagnosis revisada.** *P. venetus* se diferencia de *P. tripotamicus* por los siguientes caracteres: (1) menor tamaño, (2) crístida oblicua con su extremo distal de ubicación más labial, (3) metaconido más desarrollado y menos desplazado posteriormente en relación al protocónido, (4) plataforma externa a la entocrístida menos desarrollada y (5) corona del m1 proporcionalmente menos ancha en la base.



**Comentarios.** *P. venetus* es la especie más antigua del género. Su pequeño tamaño es comparable al de *Caenolestes*. Se encuentra representada por dos ejemplares, de los cuales solo uno (el tipo) preserva parte de su dentición y el segundo (GHUNLPam 5458) muestra un grado de deterioro importante que impide realizar una comparación detallada con *P. tripotamicus*. Sin embargo, uno de los rasgos que se pueden observar en él es la presencia de un único alvéolo para el último molar, lo cual permite inferir el carácter unirradicado del m4. A la diagnosis original se agregaron los caracteres 4 y 5. En general la morfología del m1 de *P. venetus* parece ser más primitiva en comparación con la de *P. tripotamicus* por ejemplo, la corona es basalmente menos ancha, el carácter plesiomorfo es el de tener molares gráciles, y la plataforma entre paracónido y entocónido es de menor amplitud labiolingual, en cambio en *P. tripotamicus*, como en los restantes caenolestidae, ésta está bien desarrollada.

#### 1.2.2.c

Caenolestidae n. sp. aff. *Pliolestes tripotamicus*

Lám. 4, figs. J-K

**Material referido.** MMP 975-M, un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los i2, p3-m2 y m4, m3 completo (Pascual y Herrera, 1973, Lám. I, fig. 5-6, Lám. II, fig. 5-7).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Tardío, Edad-mamífero Chasicuense (Chasicuense Inferior, Tonni *et al.* 1998), Fm. Arroyo Chasicó, Mbo. Vivero. Localidad: Curso inferior del Arroyo Chasicó, Partido de Villarino, Pcia. de Buenos Aires, Argentina.

**Medidas.** Tabla 11.

**Descripción.** El ejemplar MMP 975-M referido aquí como aff. *Pliolestes* presenta una particular morfología mandibular. La altura de la rama horizontal varía a lo largo de la serie dentaria siendo notablemente más alta entre los alvéolos del p3 y m1, y disminuyendo hacia atrás hasta la base de la cresta maseterica. Si bien la porción anterior mandibular entre el i2 y el p3 no se ha preservado, en vista anterolingual se puede observar la porción posterior del alvéolo del i2 ubicada en la base de la raíz anterior del m1. A partir del escaso abultamiento lingual en este punto se puede inferir que el i2 era poco saliente en su porción posterolingual. A juzgar por sus alvéolos, el p3 fue proporcionalmente grande en relación al m1, siendo esta relación de tamaños comparable a la de otros cenolestidos, excepto *Pliolestes*. Los alvéolos del m1 muestran una longitud igual a aquellos del m2 y mayor al largo alveolar del m3. Por detrás del m3 existe un solo alvéolo, por lo que se infiere que el m4 fue unirradicado. El m3 presenta una escasa diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido al igual que ocurre en la pieza homóloga de *P. tripotamicus*. Anterolabialmente se desarrolla un cíngulo fuerte

y largo que se extiende hacia atrás superando el límite trigónido-talónido. La superficie oclusal se encuentra muy gastada. A pesar de esto, en el trigónido se aprecia claramente el apareamiento del paracónido y el metacónido, siendo el primero menos desarrollado que el segundo y apenas diferenciado. Por su parte, el protocónido ocupa una posición posterior con respecto al metacónido. La cuenca del talónido, por lo que se infiere a partir de la entocrístida y la crístida oblicua, era algo más estrecha que en el m3 de *P. tripotamicus*. La entocrístida es, a juzgar por su base, larga, curva y contacta posteriormente a la protocrístida mientras que la posterístida es oblicua en relación al eje dentario. La extensión más lingual de esta última marca la ubicación del hipoconúlido, el cual se ubica inmediatamente por detrás del entocónido. La base del entocónido muestra que éste era pequeño en relación al tamaño total del diente.

**Comentarios.** Como consecuencia de la similitud morfológica con el tipo de *Pliolestes tripotamicus* el ejemplar MMP 975-M fue referido previamente como *Pliolestes* sp. (Pascual y Herrera 1973). Sin embargo, aquí se considera que el MMP 975-M presenta caracteres que no están de acuerdo con los rasgos diagnósticos de dicho género. Su asignación a los Caenolestidae se basa en la presencia de una entocrístida curva y m4 unirradicado; el hipoconúlido está desgastado hasta su base y si bien no se puede afirmar que haya estado comprimido anteroposteriormente, un carácter diagnóstico de los Caenolestidae, por su base se puede inferir que su tamaño fue reducido, de manera similar a los representantes de esta familia. Entre los Caenolestidae, el MMP 975 muestra una mayor similitud con *Pliolestes* y *Gaimanlestes* ya que, al igual que en estos géneros, los para y metacónidos se encuentran apareados y el metacónido está ubicado anteriormente en relación al protocónido. Entre estos dos géneros el MMP 975 es más similar al m3 (MLP 91-VII-2-1) de *Pliolestes*, dado que su corona es basalmente ancha, que al m3 de *Gaimanlestes* cuyos molares inferiores son más gráciles. También a diferencia de *Gaimanlestes*, y en esto es más similar a *Pliolestes*, los para- y metacónido están ubicados más próximos entre sí. Si bien el MMP 975 presenta mayores similitudes con *Pliolestes*, la peculiar morfología mandibular (véase la descripción de la variación de la altura mandibular), junto con el gran desarrollo inferido del p3 y el mayor largo proporcional del cíngulo anterobasal no permiten su asignación a *Pliolestes*. Estos rasgos sugieren que el MMP 975 presenta una combinación de rasgos propios que indicarían que se trata de una nueva especie afín al género *Pliolestes*.

*Gaimanlestes* gen. nov.

**Etimología.** *Gaiman* por la localidad de procedencia de la especie tipo; del griego, λυστης, “ladrón, pirata” y por extensión “carnívoro”, sufijo común del nombre genérico de muchos Paucituberculata.

**Especie tipo.** *Gaimanlestes aktites* sp. nov.

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano. Patagonia central.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

### 1.2.3

*Gaimanlestes aktites* sp. nov.

Lám. 5, figs. A-E

**Etimología.** Del latín, *aktites*, “habitante de la costa”, en referencia al supuesto origen costanero de los sedimentos de los cuales procede la especie tipo (Mbo. Trelew, Fm. Sarmiento).

**Tipo.** MPEF-PV 4849, fragmento de rama mandibular izquierda con los m1-3 y el alvéolo del m4 (Lám. 5, figs. A-C).

**Hipodigma.** El tipo y MPEF-PV 5735, una rama mandibular derecha con p3-m1 y alvéolos de los m2-4 (Lám. 5, figs. D-E).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Fm. Sarmiento, Mbo. Trelew. Gaiman, Pcia del Chubut, Argentina. El ejemplar tipo fue colectado por personal del MLP-Duke y el MPEF-PV 5735 por T. Dozo.

**Medidas.** Tabla 11.

**Diagnosis.** *G. aktites* se diferencia de las restantes especies de la familia por la siguiente combinación de caracteres dentarios: (1) metacónido del m1 apareado con el protocónido según un eje transversal a la serie dentaria, (2) paracónido y metacónido de los m2-3 con el metacónido anteriormente ubicado respecto del protocónido, (3) cíngulos anterobasales cortos y (4) entocrístida de los m2-3 de igual altura que la crístida oblicua.

**Descripción.** El ejemplar tipo, MPEF-PV 4849 posee un cuerpo mandibular relativamente bajo en relación al tamaño de los dientes, y es de altura uniforme. Labialmente tiene dos forámenes mentonianos próximos entre sí, uno posterior de pequeño tamaño que abre por debajo de la raíz posterior del m1, y uno anterior, sumamente pequeño que abre algo por delante del posterior. En el extremo posterior de la mandíbula, en la base de la rama ascendente y por detrás del alvéolo del m4 existe un pequeño foramen. Poco por detrás de este alvéolo la mandíbula está fragmentada, por lo que no se han conservado el extremo distal de la rama ascendente ni el ángulo mandibular. Todos los

molares presentan un grado de desgaste moderado. La diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido es importante en el m1, con un trigónido estrecho, y disminuye hacia el m3. En el trigónido del m1 el paracónido está muy reducido en relación al metacónido y esta última cúspide está, a su vez, menos desarrollada que el protocónido. El paracónido es más bajo que el metacónido y está unido al protocónido por una paracrístida corta. La cuenca del talónido es algo estrecha y limitada labialmente por la alta crístida oblicua y lingualmente por la baja entocrístida. La entocrístida es algo oblicua debido a que su extremo anterior se orienta labialmente. El entocónido es grácil y comprimido labiolingualmente. El hipocónido es saliente labialmente y se une sin solución de continuidad al hipoconúlido por una postcrístida algo oblicua con respecto al eje dentario. El cóngulo anterobasal es estrecho y corto, no superando al protocónido en su extensión posterior. A diferencia del m1, los trigónidos de los m2-3 presentan los metacónidos adelantados en relación a los protocónidos; este adelantamiento es más marcado en el m2 que en el m3. En ambos molares el paracónido está reducido en relación al metacónido y ubicado en una posición más labial respecto de esta cúspide. Este carácter es más acentuado en el m3 que en el m2. En los talónidos de los m2-3, a diferencia del m1, la entocrístida presenta una orientación oblicua de su porción proximal, la que se dirige labialmente para luego curvarse lingualmente hasta alcanzar la pared posterior del metacónido; de este modo su forma es curva, con la concavidad orientada lingualmente. En el m2 el hipocónido es más saliente que en el m3. En este último molar la diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido es prácticamente nula. Las postcrístidas en ambos molares son oblicuas en relación al eje dentario, esta condición es algo más asentuada en el m3. Finalmente, ambos molares presentan cóngulos anterobasales cortos y estrechos como aquel del m1. El m4 fue unirradicado y sumamente reducido, siendo su alvéolo la mitad del tamaño del alvéolo posterior del m3.

El ejemplar MPEF-PV 5735 muestra las mismas características, en cuanto a la altura y forma de la rama mandibular, que aquellas del ejemplar tipo. Asimismo, posee entre el alvéolo del m4 y la base de la rama ascendente un pequeño foramen. Labialmente presenta dos forámenes mentonianos, uno posterior, de igual ubicación que el del tipo, y un foramen anterior de mayor tamaño, en el límite entre la raíz anterior del m1 y la posterior del p3. Aunque la rama mandibular está fragmentada en este punto, se puede apreciar que se desarrollaba por delante del foramen anterior un surco extendido hacia adelante. El p3 es un diente relativamente grande. En comparación con el trigónido del m1 es más largo y su cúspide es tan alta como la del protocónido. El p3 carece de cúspide anterobasal y su talónido está poco desarrollado. En comparación con el m1 del tipo, el m1 del ejemplar MPEF-PV 5735 es algo más corto, aunque su morfología general es similar. Debido a su menor desgaste es más claramente visible la extensión y dirección de la entocrístida, la que es recta y oblicua, estrechando anteriormente la cuenca del talónido. Los alvéolos conservados correspondientes a los m2-4 muestran las mismas diferencias de tamaño existentes en el ejemplar tipo.

**Comentarios.** Las relaciones filogenéticas entre *Gaimanlestes*, *Stilotherium* y los restantes Caenolestidae permanecen irresueltas (véase figs. 12-15). Esto es en parte causado por la ausencia de

conocimiento de la dentición superior de *Gaimanlestes* pero también por el carácter conflictivo de los caracteres relacionados con su dentición inferior.

La morfología del m1 de *Gaimanlestes* es primitiva en el contexto de los Caenolestidae, excepto por la presencia de una entocrístida más baja que la crístida oblicua, y muy similar a la de *Stilotherium*. Por el contrario, la morfología de los m2-3 de *Gaimanlestes* presenta un particular mosaico de caracteres primitivos y derivados en el contexto de los Caenolestidae. Los caracteres derivados están relacionados con la morfología de los trigónidos de los m2-3, en los que el metacónido está adelantado en relación a los protocónidos y los cíngulos anterobasales son cortos; ambos caracteres son compartidos únicamente con *Pliolestes tripotamicus*. Por otro lado, los caracteres plesiomorfos están relacionados con la morfología de los talónidos de los m2-3, en los que las entocrístidas presentan la misma altura que las crístidas oblicuas y los entocónidos están ubicados a la misma altura que los hipocónidos.

*G. aktites* es el único Caenolestidae recuperado en sedimentos de la localidad de Gaiman. Al igual que los restantes Caenolestidae fósiles *G. aktites* está subrepresentado en comparación con las restantes especies de Paucituberculata las cuales se conocen por numerosos especímenes.

#### *Gaimanlestes? nanus* (Ameghino, 1891b)

*Halmarhiphus nanus* Ameghino, 1891b, pág. 308; 1894, pág. 358; 1898, pág. 186.

**Material.** MACN 5720 tipo de *Halmarhiphus nanus* Ameghino 1891b. Rama mandibular derecha con la porción posterior del alvéolo del i2, m2-3 completos pero muy gastados y raíz del m4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Santacrucense, Fm. Santa Cruz. Monte Observación, Pcia. de Santa Cruz, Argentina.

**Medidas.** Tabla 11.

**Descripción y comentarios.** La rama mandibular es baja y de altura uniforme. Por detrás de la raíz del m4 posee un pequeño foramen. En la cara labial existe un foramen mentoniano que abre por debajo de las raíces del m1. A juzgar por los alvéolos del m1, este molar era de largo subigual al m2. El alvéolo anterior es de menor tamaño que el alvéolo posterior. Los m2-3 son dientes cortos y anchos. A pesar del desgaste, que es muy pronunciado, se puede apreciar claramente en el m2, y en menor medida en el m3, que el metacónido está adelantado en relación al protocónido y es de mayor tamaño que el paracónido. El m2 muestra una gran saliencia labial del hipocónido, por lo que la diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido es grande. En el m3 esta diferencia en anchura es mucho menor. En el m2 el cíngulo anterobasal es relativamente corto, alcanzando posteriormente el límite trigónido-

talónido; en el m3 es algo más alargado. El hipoconúlido es reducido y comprimido en ambos molares. El m4 fue unirradicado.

Este ejemplar fue presentado por Ameghino (1891b) como el tipo de *Halmarhiphus nanus*. Posteriormente, Marshall (1980, 1982b) consideró a esta especie sinónima de *Stilotherium dissimile*. El ejemplar MACN 5720 puede ser referido a los Caenolestidae por la presencia de los rasgos diagnósticos de la dentición inferior de esta familia: m4 unirradicado, hipoconúlido pequeño y comprimido y entocrístidas curvas; sin embargo, debido al grado de desgaste de sus molares las comparaciones dentro de la familia son algo difíciles.

Varios de los caracteres de su morfología molar impiden su asignación a *Stilotherium*: paracónido de menor tamaño que el metacónido, metacónido adelantado respecto al protocónido en los m2-3 y cíngulos anterobasales cortos. Estos mismos caracteres son compartidos con *Pliolestes* y *Gaimanlestes*. Sin embargo, el MACN 5720 carece de algunos de los rasgos diagnósticos de *Pliolestes* (otros caracteres no son comparables) como las coronas de los molares basalmente anchas y las entocrístidas de los m2-3 más bajas que las crístidas oblicuas. En los caracteres que pueden ser confrontados el MACN 5720 difiere de *Gaimanlestes* en los siguientes rasgos: tamaño algo mayor, mayor tamaño proporcional del m4, hipoconúlido más próximo al entocónido y cíngulos anterobasales algo más extendidos posteriormente.

De acuerdo con los rasgos que pudieron ser confrontados con los restantes miembros de la familia se concluye que el MACN 5720 muestra mayores similitudes con los representantes del género *Gaimanlestes*. Sin embargo, debido al carácter fragmentario del material, varios rasgos diagnósticos de otros géneros (e.g. *Pliolestes*) no pudieron ser evaluados; así, el espécimen probablemente corresponde a una nueva especie pero su asignación genérica es dudosa por lo que se optó por referirlo como *Gaimanlestes? nanus*.

#### *Caenolestoides* gen nov.

**Etimología.** Del griego *ὅμοιος*, “que tiene la forma de” o “se asemeja a”, en referencia a las similitudes morfológicas con el género *Caenolestes*.

**Especie tipo.** *Caenolestoides miocenicus* sp. nov.

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano. Patagonia central.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

#### 1.2.4

#### *Caenolestoides miocenicus* sp. nov

Lám. 5, figs. F-J

**Etimología.** Sufijo del latín, *-icus*, “que pertenece a” y *mioceno*, en referencia a su procedencia cronológica.

**Tipo.** MPEF-PV 553, fragmento mandibular derecho con alvéolos de los i2, c y p1, fragmento de p2, raíces del p3 y raíz posterior del m1 y m2-4 completos (Lám. 5, figs. F-H).

**Hipodigma.** El tipo y MLP 85-VII-3-9, fragmento mandibular derecho con el m2 y los alvéolos de los p3-m1 (Lám. 5, figs. I-J).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Fm. Sarmiento, Mbo. Colhué-Huapí. Tanto el ejemplar tipo como el MLP 85-VII-3-9 proceden de la localidad de Puesto Almendra, Dto. de Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina. El ejemplar MPEF-PV 553 fue colectado por personal del MLP-Duke en enero de 1994. Adicionalmente, el ejemplar MLP 85-VII-3-9 tiene como dato de procedencia el nivel 6 sup.; este ejemplar fué colectado por J. Quiroga, T. Dozo y M. Cozzuol.

**Medidas.** Tabla 11.

**Diagnosis.** *Caenolestoides miocenicus* se diferencia de las restantes especies de la familia por la siguiente combinación de caracteres dentarios: (1) metacónido de los m2-3 no adelantado respecto del protocónido, (2) metacónido de los m2-3 próximo al paracónido, (3) presencia de plataforma lingual en los m2-3, (4) cíngulos anterobasales largos, (5) entocónido de los m2-3 retrasado respecto del hipocónido, (6) protocrístida de los m2-3 profunda y (7) m4 birradiculado.

**Descripción.** El cuerpo mandibular del ejemplar MPEF-PV 553 es algo más alto en la porción correspondiente a los molares que en la antemolar. Labialmente presenta tres forámenes mentonianos. El posterior es el de menor tamaño y abre a la altura del límite entre los m1-2; el intermedio, abre por debajo del p3; el anterior, que es el de mayor tamaño, lo hace por debajo del p2. Si bien la mandíbula está rota por delante del foramen mentoniano anterior, se puede apreciar que se desarrollaba un surco algo profundo desde este foramen hacia adelante. Por la morfología mandibular, que muestra en vista oclusal un escaso abultamiento lingual a la altura del p3, se puede inferir que el extremo posterior del i2 se proyectaba poco lingualmente, a diferencia de lo que ocurre en otros cenolestidos (e.g. *Pliolestes*,

*Caenolestes*). Por delante del p2 existen dos alvéolos; de ellos, el más anterior es reducido y tiene la mitad del tamaño del alvéolo posterior. Por la posición algo inclinada hacia adelante en ambos, se puede inferir que los dientes que portaban se disponían de manera procumbente. El p2 se ha conservado parcialmente. Es un diente birradicado, con la raíz posterior de mayor tamaño que la anterior; se trata de un diente alargado, estrecho y probablemente doblaba en tamaño al diente inmediato anterior. La cúspide se ha perdido, pero por su base se puede inferir que el talónido fue tan largo como la porción ocupada por la cúspide principal. El talónido se estrecha hacia el extremo posterior culminando en una pequeña cúspula. A juzgar por las raíces del p3, este diente fue claramente mayor que el p2. El m1 está representado sólo por la mitad lingual de su talónido. En ésta se puede apreciar la base del entocónido, el cual habría sido aproximadamente del mismo tamaño que aquel del m2. La morfología por delante del entocónido sugiere que se habría desarrollado allí una pequeña plataforma lingual a esta cúspide, sin embargo, el resto está parcialmente preservado en dicha área por lo que no se puede afirmar que existiera una plataforma semejante a la presente en *P. venetus* o *C. fuliginosus*. Por comparación con los alvéolos del m1, el m2 debió haber sido de tamaño similar o algo menor. El m2 es un diente alargado, con el trigónido sumamente acortado en relación al largo del talónido. El cingulo anterobasal es fuerte y bien extendido posteriormente hasta la base del hipocónido. En el trigónido, la cúspide principal es el protocónido; el metacónido es de menor tamaño que el protocónido; a su vez, el paracónido es menor que el metacónido. En cuanto a la disposición de estas cúspides, el metacónido se encuentra ubicado a la misma altura que el protocónido siguiendo un eje perpendicular al anteroposterior del molar y el paracónido se ubica próximo al metacónido; ambas cúspides se encuentran separadas por un valle estrecho formado por la ladera posterior del paracónido y la anterior del metacónido. La paracrístida es ligeramente más larga que la protocrístida y su porción anterior, la postparacrístida, se orienta perpendicularmente al eje principal del molar; la protocrístida presenta una muesca marcada. El talónido es extremadamente alargado. En éste la característica más notable es la posición bien posterior del entocónido en relación al hipocónido. El entocónido está poco desarrollado en relación al tamaño total del diente y se encuentra comprimido labiolingualmente. La entocrístida no es claramente visible, probablemente debido al deterioro del material más que al desgaste; si se interpreta que el borde agudo que recorre su cara anterior corresponde al extremo proximal de la entocrístida, se podría decir que su extremo proximal se habría orientado de manera oblicua hacia la cuenca del talónido. Algo similar ocurre con la entocrístida del m3; de ser correcta la interpretación del extremo distal de las entocrístidas en ambos molares, ellas se habrían orientado de igual manera que en los restantes cenoléstidos. La cuenca del talónido del m2 es amplia en sentido anteroposterior y está limitada labialmente por la crístida oblicua que, a pesar del desgaste, es sumamente alta. Hacia el margen lingual de la cuenca del talónido se desarrolla una plataforma extendida entre el metacónido y el entocónido y lingual a la entocrístida. El hipocónido es saliente labialmente. Como ya se mencionó, el hipocónido ocupa una posición anterior con respecto al entocónido; debido a esto la postcrístida es claramente oblicua en relación al eje dentario. La postcrístida, si bien está desgastada, debió haber sido alta y sin solución de continuidad con el



hipoconúlido. El hipococúlido está comprimido anteroposteriormente y se ubica bien próximo al entocónido y algo posterior a éste. El m3 presenta una morfología similar a la del m2, principalmente en el talónido, aunque el hipocónido está menos expandido labialmente lo que produce que este molar muestre una menor diferencia de ancho entre el trigónido y el talónido. Dado que el hipoconúlido presenta menor desgaste que en el m2 puede verse que se separaba del entocónido por un surco estrecho. Las diferencias más importantes entre los m2-3 se encuentran en el trigónido. En el m3 el paracónido está muy reducido en relación al metacónido y está ubicado en una posición más labial en relación al metacónido que en el m2. En cuanto a su proximidad, el para- y metacónido están más cercanamente ubicados entre sí que en el m2. El m4 es muy reducido en relación al m3 y es birradicado. Al igual que en los molares anteriores el trigónido es más corto que el talónido. En el trigónido, el protocónido y el paracónido son coalescentes. El paracónido está aun más reducido que en el m3, pero aun se lo puede diferenciar como cúspide. Se ubica en una posición más labial en relación al metacónido, tal como ocurre en el m3. La paracrístida se dirige desde el protocónido hacia adelante de manera paralela al eje dentario y luego se curva hacia el paracónido, generando en el trigónido una especie de esquina anterolabial. El talónido es algo más ancho que el trigónido, de forma cuadrangular y, a diferencia del trigónido, no se diferencia en él ninguna estructura.

En comparación con el ejemplar MPEF-PV 553, el MLP 85-VII-3-9 posee un cuerpo mandibular más bajo pero con igual tamaño y proporciones alveolares que el m1 y el p3. Labialmente no presenta forámenes mentonianos. Ha conservado un único molar, el m2, el cual es solo ligeramente más grande que el m2 del MPEF-PV 553. Su morfología general es la misma aunque debido a su escaso grado de desgaste se pueden apreciar en él otros caracteres: el protocónido es mucho más alto que el paracónido, el paracónido es bien reducido en tamaño total, el hipocónido es alto por lo que la crístida oblicua y posterístida son asimismo altas y la crístida oblicua en su recorrido descendente desarrolla una muesca poco antes de contactar con el protocónido en su cara posterior. Finalmente, el entocónido presenta las mismas características que en el MPEF-PV 553, mostrando además una cara de desgaste lingual.

**Comentarios.** *C. miocenicus* es el cenoléstido extinto más cercanamente emparentado a las especies vivientes *R. raphanurus*, *C. fuliginosus* y *L. inca*, con ellos comparte tres rasgos de los m2-3: cingulo anterobasales largos, entocónido ubicados más posteriormente que los hipocónidos y presencia de plataformas linguales entre el metacónido y entocónido de los m2-3. Sus mayores similitudes son con *C. fuliginosus* y *L. inca*, con los cuales comparte la mayor proximidad del para- y del metacónido y el mayor tamaño proporcional del m4 respecto del m3, cuando éste se compara con la relación de tamaños m3/4 de *R. raphanurus*. La única autapomorfía de *C. miocenicus* es el carácter birradicado del último molar. De las especies actuales se diferencia, por tener un m4 birradicado y las muescas de la protocristida de los m2-3 más profundas. Comparado con *C. fuliginosus* y *L. inca*, el para- y el metacónido de los m2-3 están algo más alejados entre sí, el paracónido está menos reducido en relación al metacónido y los trigónidos son proporcionalmente más anchos en relación a los talónidos.

*C. miocenicus*, *S. parvum* y *G. aktites* constituyen los registros más antiguos para la familia.

### 1.2.5

#### CAENOLESTIDAE indet.

Todos los materiales que se listan a continuación son demasiado fragmentarios como para realizar una determinación más aproximada que la asignación familiar. Estos materiales fueron discriminados por su procedencia cronológica.

#### ***Edad-mamífero Colhuehuapense***

**Material referido.** MPEF-PV 4833, una rama mandibular derecha con los alvéolos del m3 y m4 completo; MPEF-PV 4848, un fragmento mandibular derecho con los alvéolos de los m2-4 y MPEF-PV 4843, un fragmento mandibular derecho con el i2 y seis a.s.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano. Los ejemplares proceden de la localidad Gran Barranca, Dto. de Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina. Mbo. Colhué-Huapí, Fm. Sarmiento. Los ejemplares fueron colectados por personal del MLP y Duke.

**Descripción y comentarios.** El MPEF-PV 4833 es referido a los Caenolestidae por la presencia de un m4 unirradicado; tanto por el tamaño de la mandíbula como del mismo m4 podría corresponder a la especie *S. parvum*. Del ángulo mandibular preservado parcialmente se puede inferir que el área de inserción del pterigoides era amplia y se ubicaba sólo algo por encima del borde ventral mandibular. El m4 es el único molar preservado. En el trigónido se pueden reconocer al paracónido reducido y de ubicación lingual y al metacónido algo menor que el protocónido y ubicado a la misma altura que éste último. El talónido está sumamente reducido y forma en el molar una especie de espolón posterior. El MPEF-PV 4848 es una rama mandibular edéntula cuyo último alvéolo corresponde probablemente a un diente unirradicado. El MPEF-PV 4843 ha conservado el i2 completo por detrás de él se han conservado seis alvéolos de los cuales el inmediato posterior al i2, el i3, está claramente ubicado en una posición más lingual.

#### ***Edad-mamífero Santacrucense***

**Material referido.** MLP 03-II-10-1, un ?m1 derecho aislado.

**Medidas.** Largo total, 1,64 mm ; largo del trigónido, 0,64 mm; ancho del trigónido, 0,92 mm; ancho del talónido, 1,16 mm.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, “Colloncurensis”, Fm. Collón Curá. Localidad Cañadón del Tordillo, Pcia. de Neuquén, Argentina.

**Descripción y comentarios.** El ejemplar MLP 03-II-10-1 puede ser referido a los Caenolestidae sobre la base de los siguientes caracteres: (1) hipoconúlido reducido y comprimido anteroposteriormente, (2) entocrístida larga y ligeramente curva, orientada labialmente en su mitad proximal, y lingualmente en su mitad distal; su extremo distal contacta posteriormente la pared posterior del metacónido, (3) ausencia de cúspula posterior al metacónido y (4) ausencia de crestas posteriores al metacónido y protocónido. Sin embargo la estructura del trigónido es particular, presentando caracteres propios tanto de los m1 como de los m2 de los cenolestidos conocidos lo que dificulta la determinación de su posición en la serie dentaria. La presencia de un muy reducido paracónido y una paracrístida prácticamente recta podrían indicar su homología con el m1, mientras que los caracteres que lo señalarían como m2 son la gran proximidad entre paracónido y metacónido, la escasa diferencia en ancho trigónido-talónido y el pequeño quiebre de la paracrístida distalmente (por lo que la postparacrístida se orientaría más perpendicularmente a la serie dentaria). La incertidumbre acerca de la homología de este molar hace difícil su comparación con los restantes Caenolestidae. Por lo tanto, una determinación más precisa dependerá de la obtención de más y mejores ejemplares de los niveles estratigráficos de los cuales procede el ejemplar descrito.

#### 1.2.6

#### ?CAENOLESTIDAE

*Pseudhalmariphus guaraniticus* Ameghino, 1902d

*Pseudhalmariphus guaraniticus* Ameghino, 1902d, pág. 424, fig. 5

*Pseudhalmarhiphus guaraniticus* Ameghino, 1900a, pág. 212; 1903, pág. 83, fig. 2; Loomis, 1914, pág. 224

*Halmarhiphus guaraniticus*, Ameghino, 1899a, pág. 7

*Halmariphus guaraniticus* Ameghino, 1899b, pág. 560, fig. 5.

**Tipo.** Fragmento mandibular derecho con los m1-2. Actualmente el ejemplar tipo se encuentra perdido.

**Procedencia cronológica y geográfica.** ?Deseadense. La localidad de procedencia es incierta. Pcia. del Chubut, Argentina.

**Comentarios.** *Pseudhalmarhiphus* fue erigido por Ameghino (1902d) para incluir a una única especie, *Pseudhalmarhiphus guaraniticus*; esta especie había sido previamente referida a *Halmarhiphus*

(Ameghino, 1899a) y listada como proveniente de niveles con fauna de *Notostylops* (Ameghino, 1900a). Posteriormente (Ameghino, 1902d), señaló su origen en el “*Pyrothérien*”. Su ejemplar tipo no pudo ser localizado en las revisiones de Reig (1955) Patterson y Marshall (1978) y Marshall (1980) y tampoco en el presente estudio. Actualmente, sólo se cuenta con las figuras publicadas por Ameghino. A partir de los dibujos del m2, el único molar figurado, se pueden reconocer una combinación de caracteres que permiten asignar a *Pseudhalmarhiphus guaraniticus* a los Paucituberculata: el entocónido parece ser comprimido lateralmente más que cónico, el hipocónido es saliente, el paracónido está reducido y la postparacrístida parece ser perpendicular al eje anteoposterior del molar. Los rasgos que permitirían asignarlo a los Caenolestidae están relacionados a la morfología del hipoconúlido y la entocrístida, pero ambas estructuras no se pueden apreciar con claridad en los dibujos. Los Caenolestidae se caracterizan por presentar entocrístidas curvas e hipoconúlidos muy reducidos y comprimidos anteroposteriormente. Los dibujos presentados por Ameghino muestran al molar en las vistas oclusal, labial y lingual pero carecen de la calidad necesaria para evaluar con certeza si la entocrístida es curva, como tampoco el grado de reducción del hipoconúlido y su posible compresión anteroposterior. Por lo tanto, y aunque Reig (1955), Marshall y Patterson (1978) y Marshall (1980) juzgaron que, a partir de lo figurado, se podía referir a esta especie a los Caenolestini (= Caenolestidae de este trabajo), aquí se considera que la real morfología de dicho espécimen es aún dudosa. Por los argumentos expresados, en este trabajo se concluye que no hay evidencia suficiente como para referir esta especie a los Caenolestidae, por lo que se la refiere aquí como ?Caenolestidae.

*Palaeothentes? smeti* Flynn, Novacek, Dodson,  
Frassinetti, McKenna, Norell, Sears, Swisher, Wyss 2002

*Palaeothentes smeti* Flynn *et al.*, 2002, pág. 292.

**Tipo.** SGO PV 2304, Flynn *et al.*, 2002, fig. 4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Santacrucense. Pampa Castillo, Chile.

**Comentarios.** Durante el transcurso de este estudio no se pudo tener acceso al material tipo de *Palaeothentes smeti*, como tampoco a ninguno de los restantes Paucituberculata estudiados por los autores de esta especie (véase Flynn *et al.*, 2002, fig. 5). Sin embargo, a partir de la figura de *Palaeothentes smeti* publicada por Flynn *et al.* (2002) se puede concluir que esta especie no sería asignable a *Palaeothentes* y, probablemente tampoco, a los Palaeothentidae. Como resultado del análisis filogenético presentado en este estudio, los Palaeothentidae se caracterizan por presentar, en el M1, un muy reducido metacono ubicado en la mitad anterior de la StC+D y por lo menos en el M1, una cúspide premetaconular. En la única vista figurada de *P. smeti* (vista oclusal), no es posible

apreciar si la cúspide premetaconular está efectivamente presente o no; de hecho podría estar presente y no ser apreciable en la foto, ya que en muchos paleoténtidos esta cúspide es muy pequeña y el desgaste de los molares puede afectar su identificación. Por el contrario, las características del metacono son claramente observables: es una cúspide grande en relación a la StC+D y su posición respecto de esta cúspide estilares es, aparentemente, enfrentada, es decir, ambas se ubican a lo largo de un eje perpendicular al anteroposterior del molar. En los Paucituberculata, el gran desarrollo del metacono y su apareamiento con la StC+D ocurren en el Caenolestidae *Stilotherium*. Adicionalmente, los Caenolestidae se caracterizan por la ausencia de cóngulo anterior en el M1, algo que también ocurre en el M1 del SGO PV 2304. En los Pichipilidae, el metacono también es una cúspide de gran tamaño proporcional; no obstante, se ubica adelantada en relación a la StC+D. A diferencia de los Pichipilidae y al igual que en los Caenolestidae y Palaeothentidae, el M1 del SGO PV 2304 tiene un metacónulo de gran tamaño y el protocono y el metacónulo no están adelantadas respecto de las estilares. Sin embargo, la altura del metacónulo respecto del protocono, un carácter diagnóstico de gran importancia para diferenciar a los cenolestidos de los paleoténtidos, no puede ser evaluado. Finalmente, por lo que puede verse en la fig. 4 de Flyn *et al.*, 2002, el P3 no se encuentra ensanchado posteriormente, ni en su porción media, como ocurre en los Palaeothentidae; más bien es un premolar de ancho uniforme y poco desarrollado en relación al M1, más similar en estos aspectos al P3 de los Caenolestidae y Pichipilidae. En síntesis, la combinación de características que muestra el SGO PV 2304, no son compatibles con su pertenencia a *Palaeothentes* ni a los Palaeothentidae. De las restantes familias reconocidas sus mayores similitudes son con los representantes de la familia Caenolestidae; por lo tanto aquí se lo menciona tentativamente como un ?Caenolestidae.

### 1.3

#### Superfamilia PALAEOTHENTOIDEA (Sinclair, 1906)

*nomen translatum* Goin, Candela, Abello y Oliveira, MS-a-, ex Palaeothentinae Sinclair, 1906, pág. 417

Palaeothentinae Sinclair, 1906, pág. 417.

Palaeothentoidea Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-.

Caenolestoida Osborn, 1910, pág. 517 (*partim*); Simpson, 1930, pág. 9 (*partim*); Simpson, 1945, pág. 44, (*partim*); Kirsch, 1977 b, pág. 112 (*partim*); Szalay, 1982 a, pág. 631 (*partim*); Aplin y Archer, 1987, pág. xxi, (*partim*); Marshall, 1987, pág. 145 (*partim*); Marshall, Case y Woodburne, 1990, pág. 483 (part); Kirsch, Lapointe y Springer, 1997, pág. 244 (*partim*).

**Distribución cronológica y geográfica.** Eoceno-Mioceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Los Palaeothentoidea se caracterizan por los siguientes rasgos dentarios derivados: (1) marcada diferencia de grosor del esmalte entre las caras laterales y oclusal de los molares, (2)

presencia de una cresta posterior al metacónido, (3) presencia de una cresta posterior al protocónido y (4) presencia de postentocrístida.

**Comentarios.** El concepto de Palaeothentoidea fue propuesto por Goin *et al.* (MS-a-) conforme a los resultados obtenidos de la cercanía filogenética de los Pichipilidae con los Palaeothentidae y Abderitidae. Según los resultados del presente estudio los Palaeothentoidea comprenden a las familias Pichipilidae, Palaeothentidae y Abderitidae de la literatura tradicional, más una serie de taxones basales a los Palaeothentidae + Abderitidae: *Perulestes cardichi*, *Perulestes? fraileyi*, *Sasawatsu mahaynaq*, todas estas especies provenientes del Eoceno Tardío? de Perú, y *Pilchenia* con sus cuatro especies: *P. intermedia*, *P. antiqua*, *P. lucina* y *P. boliviensis* (= *Palaeothentes boliviensis*).

### 1.3.1

#### Familia PICHIPILIDAE Marshall, 1980

*nomen translatum* Goin, Candela, Abello y Oliveira MS-a-, ex Pichipilini Marshall, 1980, pág. 40

Pichipilinae: Marshall, Case y Woodburne, 1990, pág. 484; Kirsch, Lapointe y Springer, 1997, pág. 244.

Epanorthidae Ameghino, 1891b, pág. 304 (*partim*); 1894, pág. 344 (*partim*); 1898, pág. 186 (*partim*); Trouessart, 1898, pág. 1202 (*partim*).

Garzonidae Ameghino 1894 pág. 352 (*partim*); 1898, pág. 186 (*partim*).

Caenolestinae Marshall, 1987, pág. 145.

#### Géneros incluidos

*Pichipilus* Ameghino, 1890, pág. 155.

*Phonocdromus* Ameghino, 1894, pág. 355.

*Quirogalestes* Goin y Candela, 1998, pág. 80.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno-Mioceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Los Pichipilidae se caracterizan por los siguientes rasgos dentarios derivados: (1) cúspide principal del p3 inclinada lingualmente, (2) muesca de la protocrístida en el m1 profunda, (3) entocrístida de los m2-3 lingualmente cóncava, (3) metacono ubicado en la mitad anterior de la StC+D, (4) protocono y metacónulo de los M1-2 anteriormente ubicados respecto de las StB y StC+D y (5) cíngulo anterior del M1 corto y estrecho.

**Comentarios.** Cuando Ameghino dio a conocer el género tipo de la familia, *Pichipilus* (Ameghino, 1890) no lo incluyó en ninguna de las familias de Paucituberculata reconocidas hasta entonces en sus trabajos, como así tampoco ninguno de los nuevos géneros y especies de Paucituberculata que presentó en el mismo trabajo. Tampoco entonces hizo mención de las afinidades de *Pichipilus*. Más adelante (Ameghino, 1894) lo incluyó en los Epanorthidae pero sin hacer comentarios sobre sus más cercano parentesco. En esa misma publicación dio a conocer a *Phonocdromus*, un género que fue incluido en los Garzonidae junto con *Garzonina* y *Stilotherium*. La referencia de ambos, *Pichipilus* y *Phonocdromus*, a familias distintas fue mantenida en trabajos posteriores.

Marshall (1980) creó la tribu Pichipilini sobre la base de una serie de caracteres formulados en gran parte en comparación a su grupo hermano, los Caenolestini. Los Pichipilini (*sensu* Marshall, 1980) incluían a los géneros *Pichipilus*, *Phonocdromus* y *Pliolestes*. La inclusión de *Pliolestes* en los Pichipilidae fue sostenida también por Marshall *et al.* (1990) Goin *et al.* (1994) y Ortiz Jaureguizar (1997). Posteriormente, *Pliolestes* fue considerado un miembro de los Caenolestidae (Oliveira *et al.*, 1996; Abello *et al.*, 2004; Goin *et al.*, MS –a–), una asignación que ha sido corroborada en este trabajo.

En la diagnosis de los Pichipilini dada por Marshall (1980) se mencionaron los siguientes caracteres: (1) trigónidos más estrechos que los talónidos; (2) presencia de una única gran cúspide lingual del trigónido; (3) cúspides del trigónido igual o sólo levemente más altas que las cúspides del talónido; (4) cuenca del talónido amplia y relativamente poco profunda; (5) presencia de cúspula posterior a la cúspide lingual del trigónido en los m1-3; (6) p3 pequeño en algunos taxa (*Pliolestes*), pero grande en otros (*Phonocdromus* y *Pichipilus*).

Los caracteres 3, 4 y 5, considerados por Marshall las únicas sinapomorfias del grupo, fueron discutidos aquí en la sección Análisis Filogenético. Los restantes caracteres son discutidos a continuación:

(1) Como resultado del análisis morfométrico (capítulo IV, 2) se mostró que sólo las especies de *Pichipilus* presentan, en el contexto de los Paucituberculata, una diferencia de anchos trigónido-talónido marcada. Entre ellas no se incluye a *P. tripotamicus*, la única especie de *Pliolestes* de la que se conocen sus m2-3.

(2) Marshall interpretó que el trigónido de los m2-3 presentaba una única cúspide lingual, la cual en los dientes sin desgaste, era bífida. En este trabajo, así como en el de Goin *et al.* (1994), Ortiz Jaureguizar (1997) y Goin *et al.* (MS-a-) se reinterpretó esa morfología del trigónido como el producto de la coalescencia o gran proximidad del paracónido y metacónido. El adelantamiento del metacónido respecto del protocónido, en los m2-3 está presente en varios Paucituberculata: *P. tripotamicus*, *Gaimanlestes*, los Pichipilidae, *P. cardichi* y los Abderitidae (excepto *P. bicrispatus*).

(6) El p3 es de tamaño moderado en todos los Pichipilidae estudiados, mientras que es de pequeño tamaño en *Pliolestes* lo cual constituye una autapomorfia de este cenoléstido.

El concepto actual de la familia incluye a los géneros *Quirogalestes*, *Pichipilus*, *Phonocdromus* y dos nuevas especies, *Phonocdromus*? sp. nov. A y *Phonocdromus*? sp. nov. B.

### 1.3.1.1

*Pichipilus* Ameghino, 1890

*Pichipilus* Ameghino, 1890, pág. 155.

**Especie tipo.** *Pichipilus osborni* Ameghino, 1890.

**Especies incluidas.** La especie tipo, *P. riggsi* y *P. centinelus*.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno. Sur de Argentina y Chile.

**Diagnosis.** *Pichipilus* se diferencia de los restantes Pichipilidae por los siguiente caracteres derivados: (1) paracónido y metacónido de los m2-3 de tamaño subigual, (2) paracónido y metacónido coalescentes y (3) postparacristida oblicua, orientada en sentido anterolabial-posterolingual.

**Comentarios.** Ameghino reconoció dos especies para *Pichipilus*, la especie tipo *P. osborni* (1890), y *P. exilis* (Ameghino, 1891b) cuyo holotipo es considerado aquí un Caenolestidae referible a *Stilotherium* sp. (capítulo VI, 1.2.1). Posteriormente, Simpson (1932) erigió una nueva especie, *Halmarhiphus riggsi*, actualmente incluida en este género (= *Pichipilus riggsi*). Marshall y Pascual (1977) nominaron a *Pichipilus centinelus* y más recientemente, Marshall (1990) a *Pichipilus halleuxi*.

Cuando Ameghino describió a la especie tipo del género, mencionó la forma semilunar de la superficie oclusal de sus molares, con los extremos de la media luna conformados por dos cúspides, internas y elevadas; aquí se interpretó que las cúspides a las que había hecho referencia este autor eran el entocónido (la posterior) y paracónido+metacónido (la anterior). Debido a la coalescencia entre paracónido y metacónido el desgaste produce que ambas se vean como una única cúspide; así fue interpretada por Ameghino (1890) o como una única cúspide bífida, por Simpson (1932), Marshall (1976, 1980) y Marshall y Pascual (1977). Posteriormente, Goin *et al.* (1994) esclarecieron la homología de estas cúspides, determinando su correspondencia con el paracónido y metacónido.

*Pichipilus* fue caracterizado en varias oportunidades en comparación con *Phonocdromus*. Marshall (1976) distinguió a *Pichipilus* de *Phonocdromus* por la menor relación ancho trigónido-talónido del m3. Por otro lado Marshall y Pascual (1977) habían mencionado como rasgo diagnóstico el mayor desarrollo, principalmente en ancho, de los cíngulos anterobasales de *Pichipilus* respecto de *Phonocdromus*.

Como se mencionó más arriba, de las especies reconocidas previamente para *Pichipilus* sólo resultaron un grupo monofilético *P. osborni*, *P. centinelus* y *P. riggsi*; de acuerdo a esta hipótesis aquí se mantuvieron dentro de *Pichipilus* sólo esas tres especies. *Pichipilus halleuxi* (Marshall, 1990) resultó un taxón representado por restos tan incompletos que todos sus caracteres filogenéticamente



informativos resultaron equivalentes a casi todas las especies de *Pichipilus* y a *Phonocdromus gracilis*, por lo tanto aquí fue considerado como *Pichipilus? halleuxi* (discusión de *Pichipilus? halleuxi*).

Los caracteres de la presente diagnosis de *Pichipilus* son todos caracteres derivados. *Pichipilus* se diferencia así de *Phonocdromus* por presentar los para- y metacónido de los m2-3 de tamaño subigual y coalescentes y por presentar, también en estos molares, la postparacrístida de oblicuamente orientada en sentido anterolabial-posterolingual. En los m2-3 de *Phonocdromus*, en cambio, el paracónido es de menor tamaño que el metacónido, se encuentra separado del metacónido y la postparacrístida es perpendicular al eje anteroposterior del molar.

*Pichipilus* es un género relativamente abundante en sedimentos colhuehuapenses, representado en estos sedimentos al menos por una única especie, *P. riggsi*; el registro del género en sedimentos más modernos es escaso, restringiéndose sólo a los holotipos de las especies *P. osborni* y *P. centinelus* y a un resto referido aquí como *Pichipilus* sp. (véase más adelante). Cabe destacar que *P. riggsi* se registra en sedimentos colhuehuapenses sólo en la localidad de Gran Barranca, mientras que en los sedimentos contemporáneos de la localidad de Gaiman (de la cual provienen numerosos restos de paucituberculados) esta especie no ha sido registrada. En la posterior Edad-mamífero Santacrucense los pocos ejemplares conocidos se restringen geográficamente al área suroeste de la Pcia. de Santa Cruz (*P. centinelus*, *P. osborni* y *Pichipilus* sp.).

#### 1.3.1.1.a

*Pichipilus osborni* Ameghino, 1890

Lám. 6, figs. A-B

*Pichipilus osborni* Ameghino, 1890, pág. 155; 1894, pág. 351; 1898, pág. 186; 1902a, pág. 222; Marshall, 1976, pág. 58.

**Tipo.** MACN 2073, fragmento mandibular izquierdo con m2-3 (Marshall, 1976, fig. 1 a-c; Lám. 6, figs.)

**Hipodigma.** El tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno ?Temprano-Medio, “Notohippidiense”, Fm. Santa Cruz. Localidad incierta, probablemente Karaiken, Pcia. de Santa Cruz, Argentina. Colectado por Carlos Ameghino entre los años 1889-1890.

**Medidas.** Tabla 13.

**Diagnosis revisada.** *Pichipilus osborni* se diferencia de las restantes especies del género por su tamaño mayor y por el mayor ancho basal de las coronas de los m2-3; se diferencia de *P. riggsi* por el

carácter proporcionalmente menos robusto del entocónido, mayor ancho de los cíngulos anterobasales y menor largo del cíngulo anterobasal del m3.

**Comentarios.** Luego de los estudios de Ameghino esta especie fue estudiada por Marshall (1976); en su trabajo este autor dió una nueva diagnóstico y realizó una descripción detallada del holotipo. La diagnosis fue hecha en comparación con los restantes “Caenolestinae” conocidos (cenoléstidos y pichipílidos de este trabajo). En este estudio, en cambio, la diagnosis fue realizada en comparación con las restantes especies del género por lo que sólo se conservó, de los rasgos diagnósticos mencionados, su mayor tamaño y el mayor ancho proporcional de los cíngulos anterobasales. Entre los “cenolestinos” Marshall (1976) encontraba que *P. osborni* se asemejaba en muchos aspectos a *Pliolestes tripotamicus*, de tal forma que propuso que *P. osborni* constituía su ancestro. Entre los rasgos comunes señaló la mayor estrechez de los trigónidos respecto de los talónidos y la presencia en los trigónidos de dos cúspides, un labial simple y una lingual bífida; la cúspide bífida se encontraría adelantada en relación a la labial. Como se explicó más arriba, la cúspide bífida es homóloga a el paraconido+metacónido; en relación al adelantamiento del metacónido respecto del protocónido es interesante comentar que, si bien no se lo puede afirmar, es posible que este adelantamiento haya surgido varias veces en la evolución de los Paucituberculata. La gran proximidad de el para- y el metacónido así como el adelantamiento del metacónido en relación al protocónido ocurren en todos los Pichipilidae (*Pichipilus*, *Phonocdromus*, *Quirogalestes*) entre los Caenolestidae en *Pliolestes* y *Gaimanlestes*, en los Abderitidae (excepto *P. bicrispatus*) y en “*Perulestes*”.

Entre las diferencias que Marshall (1976) observaba entre *P. osborni* y *P. tripotamicus* se contaba la presencia de una cúspide posterior al metacónido en *P. tripotamicus* y ausente en *P. osborni*; mas adelante Marshall y Pascual (1977) y Marshall (1980) indicaron que dicha cúspula estaba también presente en *P. riggsi* y *P. centinelus*, un hecho que reforzaba la idea de mayor parentesco entre *P. osborni* y *P. tripotamicus*; esa estructura, mencionada aquí como cresta posterior al metacónido, fué observada en este estudio en todas las especies de *Pichipilus*, incluida *P. osborni* y no en *P. tripotamicus*.

Marshall y Pascual (1977) reconocieron a *P. riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni* como una “secuencia morfológica” donde cada una de estas especies habría evolucionado a partir de la anterior y en la que habría ocurrido un aumento de tamaño y robustez de los molares. Estos autores encontraban que sólo estos dos caracteres (tamaño y robustez) permitían discriminarlas. Así, la diagnosis dada para *P. osborni* señalaba que era la especie del género más grande y con molares más robustos. Aquí en cambio se reconoció que *P. osborni* y *P. centinelus* comparten el tener molares con las coronas basalmente anchas, un carácter que las diferencia de *P. riggsi* con molares más gráciles. *P. osborni* además se diferencia de *P. riggsi* por el escaso largo del cíngulo anterobasal del m3, un rasgo que por otra parte comparte con *P. centinelus*. *P. osborni* en comparación con *P. centinelus* tiene molares aún más robustos (*i.e.* con coronas basalmente más anchas) y es en tamaño total más grande; estas

diferencias entre *P. osborni* y *P. centinelus* son coincidentes entonces con las observadas por autores previos.

Aun persisten dudas acerca de la procedencia geográfica y estratigráfica del MACN 2073 (Marshall, 1976; Marshall y Pascual, 1977). Ameghino (1902a) había incluido a *P. osborni* en una lista de especies originarias del “Notohippidiense”, pero estos datos acerca de su procedencia no figuran actualmente en el catálogo de la colección Ameghino del MACN donde el espécimen tipo sólo tiene por datos el haber sido colectado por Carlos Ameghino. Más allá de la publicación citada (Ameghino 1902a) en trabajos posteriores Ameghino no hizo ninguna mención específica sobre la procedencia de *P. osborni* por lo que Marshall (1976) y Marshall y Pascual (1977) señalaron que ésta es incierta, pudiendo corresponder tanto al horizonte “Notohippidiense” como a niveles santacruceses más recientes, aflorantes ambos de la zona de Karaiken. No obstante, Marshall y Pascual (1977) sugirieron que *P. osborni* podría provenir efectivamente de sedimentos más modernos (*i.e.* santacruceses *s.s.*) dado que a su juicio presentaba rasgos derivados respecto de *P. centinelus*, el cual proveniente de indudables sedimentos notohipidenses.

#### 1.3.1.1.b

*Pichipilus riggsi* Simpson, 1932

Lám. 6, figs. G-I, M-P

*Halmarhiphus riggsi* Simpson, 1932, pág. 4, fig. 2a y 2b.

**Tipo.** FMNH P13639, una rama mandibular izquierda con m2-4 (Simpson, 1932, fig. 2a y 2b; Lám. 6, fig. G).

**Hipodigma.** El ejemplar tipo y los MLP 77-VI-13-24, fragmento mandibular izquierdo con fragmento de m2 y m3-4 completos; MLP 82-V-2-114, fragmento mandibular izquierdo con m1-3 y alvéolos del m4 (Lám. 6, figs. M,O,); MPEF-PV 4685, M3 derecho aislado; MPEF-PV 4687, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4688, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4689, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4690, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4703, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4704, fragmento mandibular izquierdo con m1-2; MPEF-PV 4705, rama mandibular derecha con alvéolos del i2, dos a.s. por delante del p2 y p2-m4 completos pero muy desgastados (Lám. 6, figs. N, P,); MPEF-PV 4757, fragmento mandibular izquierdo con m1-2; MPEF-PV 4761, M3 izquierdo aislado; MPEF-PV 4763, m3 izquierdo aislado; MPEF-PV 4803, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4804, M1 derecho (Lám. 6, figs. H-I); MPEF-PV 4806, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4814, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4824, m1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4829, fragmento de rama mandibular izquierda con m2-4 completos; MPEF-PV 4837, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4841, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4844, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos del p3, raíces del m1, m2 completo y trigónido de m3; MPEF-PV 4856, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4857, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4860,

M2 derecho aislado; MPEF-PV 4863, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4864, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4870, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4871, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4872, m3 derecho aislado; MPEF-PV 4874, m3 derecho aislado; MPEF-PV 4875, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4889, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4890, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4892 M3 derecho aislado; MPEF-PV 4893, fragmento de maxilar derecho con el M2 y los alvéolos del M3; MPEF-PV 4898, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4899, fragmento de maxilar izquierdo con los M3-4, MPEF-PV 5844, fragmento de rama mandibular derecha con m2-4 completos y MPEF-PV 5870, fragmento mandibular derecho con fragmento de m2, m3 completo y alvéolos del m4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Fm. Sarmiento, Mbo. Colué-Huapí. Localidad Gran Barranca, Pcia. del Chubut, Argentina. Sin datos del nivel exacto dentro de los estratos colhuehuapenses proceden los ejemplares tipo y los MLP 82-V-2-114, MPEF-PV 5844, MPEF-PV 4837, MPEF-PV4761, MPEF-PV 4844. De la misma localidad y del nivel "c " proceden los ejemplares MPEF-PV 4705, MPEF-PV 4703, MPEF-PV 4690, MPEF-PV 4688, MPEF-PV 4689, MPEF-PV 4687, MPEF-PV 5870, MPEF-PV 4685 y MPEF-PV 4704 del nivel "c " gris los ejemplares MPEF-PV4829, MPEF-PV4824, MPEF-PV 4803, MPEF-PV 4806 y MPEF-PV 4814; del nivel "B" los ejemplares MPEF-PV 4896, MPEF-PV 4898, MPEF-PV 4893, MPEF-PV 4899, MPEF-PV 4890, MPEF-PV 4892 y MPEF-PV 4889; del nivel mono oeste superficial el MPEF-PV 4757; del nivel mono este superficial los MPEF-PV 4875, MPEF-PV 4871, MPEF-PV4763, MPEF-PV 4874 y MPEF-PV4872. Los ejemplares MLP 77-VI-13-24 y MLP 77-VI-13-15 fueron colectados por H. Herrera, el MLP 82-V-2-114 por R. Pascual y colaboradores y todos los materiales MPEF-PV por personal del MLP-Duke.

**Medidas.** Tablas 13 y 14.

**Diagnosis.** *Pichipilus riggsi* se diferencia de las restantes especies del género por la presencia de una cresta anterior del trigónido, su pequeño tamaño y por la gracilidad de sus molares, esto es, los molares no son anchos basalmente como lo son en *P. centinelus* y *P. osborni*; se diferencia además de estas especies por el menor ancho de los cíngulos anterobasales, el mayor largo del cíngulo anterobasal del m3 y el tamaño proporcionalmente mayor del entocónido en los m2-3; se diferencia de *P. centinelus* en el carácter menos recto de la paracristida del m1.

**Descripción del nuevo material.** Los ejemplares MLP 77-VI-13-24, MPEF-PV 5844 y MPEF-PV 4829 constituyen tres restos mandibulares que, excepto la falta del trigónido del m2 del ejemplar MLP 77-VI-13-24, han conservado completos los m2-4. Los molares en los tres ejemplares son del mismo tamaño y proporciones y, en cuanto a las ramas mandibulares, el MPEF-PV 4829 se diferencia de los otros por la altura mandibular algo mayor. Las mandíbulas se encuentran rotas por delante del m2 y posteriormente han preservado entre el m4 y la base de la rama ascendente un pequeño forámen. Los

m2 son de tamaño mayor que los m3 y sus trigónidos son marcadamente estrechos en relación a los talónidos. En ambos molares los para- y metacónidos son subiguales en tamaño y coalescentes. La coalescencia entre estas cúspides se produce por una fusión de toda la extensión de las caras posterior del paracónido y anterior del metacónido. La coalescencia entre para- y metacónido es mayor en el m3 que en el m2. En los m2-3 la postparacrístida es oblicua respecto del eje anteroposterior de los molares, de manera que se orienta en sentido anterolabial a posterolingual; la postparacrístida es más corta en el m2 que en el m3. Aunque existe cierto grado de desgaste se puede apreciar que las metacrístidas son profundas, delicadas y que la postmetacrístida, a diferencia de la postprotocrístida, es ligeramente curva, con la convexidad dirigida anteriormente. Los metacónidos presentan una cresta posterior de desarrollo moderado y en el ejemplar MPEF-PV 5844 se puede apreciar por detrás del protocónido del m2 y en menor grado del m3 una cresta delicada. En el resto de los ejemplares la cresta posterior al protocónido está desgastada. La fosa hipoconúlida es más amplia en el m3 que en el m2. Limitándolas labialmente se desarrolla en la cara anterior de los m2-3 una corta cresta vertical que se extiende desde la unión entre las postparacrístida y preparacrístida hacia abajo hasta unirse con el cóngulo anterobasal. Los cóngulos anterobasales son largos y, en el m3 más subhorizontal que en el m2. Las cuencas de los talónidos son amplias. Los entocónidos son robustos y poseen entocrístidas curvas, con la concavidad labial y con sus extremos distales terminando en la cuenca del talónido. Posteriormente presentan una postentocrístida que parte desde la cúspide y termina en la cuenca del talónido. Los hipocónidos son robustos y los hipoconúlidos están moderadamente desarrollados. Las posterístidas están orientadas perpendicularmente respecto de la serie dentaria. Los m4 son birradiculados, reducidos en relación a los m3, presentan el trigónido mucho más corto que el talónido y un cóngulo anterobasal largo que alcanza posteriormente al hipocónido. El protocónido es la cúspide principal del trigónido y el metacónido es reducido y coalescente al protocónido. El hipoconúlido está ubicado en una posición inmediatamente posterior al entocónido; ambas cúspides son reducidas y subiguales en tamaño.

De todos los nuevos materiales referidos aquí a *P. riggsi*, el MPEF-PV 4705 constituye el ejemplar más completo en cuanto a piezas dentarias preservadas, pero la serie molar presenta un alto grado de desgaste. La rama mandibular es baja y de altura más o menos uniforme. Labialmente presenta dos forámenes mentonianos, el posterior es pequeño y abre por debajo de la raíz posterior del m1, el anterior, de mayor tamaño, lo hace por debajo de la raíz posterior del p3. Por delante del foramen mentoniano anterior se desarrolla un surco relativamente profundo que se extiende hacia adelante y arriba. A juzgar por su alvéolo, el i2 se extendía hacia atrás y lingualmente, hasta la altura del m1. Por las disposiciones de los dos alvéolos anteriores al p2, los dientes que portaban habrían sido procumbentes. El p2 es un diente alargado y de ancho uniforme. Presenta una cúspide anterior ubicada a la altura de la raíz anterior y un talón largo que representa la mayor parte del diente y termina posteriormente en una pequeña cúspula. De la cúspide principal parten una cresta anterior corta y una posterior larga que recorre labialmente el largo total del talónido. El p3 es subigual en largo al p2 pero es más alto y robusto. Presenta una cúspide principal, que se halla inclinada

lingualmente, y un talónido corto con una pequeña cúspide posterior. La cresta anterior de la cúspide principal es corta y la posterior es más larga y orientada en sentido anterolingual a posterolabial. Los m2-4 son similares, en cuanto a los rasgos confrontables, con aquellos de los ejemplares MLP 77-VI-13-24, MPEF-PV 5844 y MPEF-PV 4829. El m1 es más pequeño que el m2, presenta una diferencia en ancho trigónido-talónido mayor y un cóngulo anterobasal corto que no supera posteriormente al protocónido. El metacónido no está adelantado en relación al protocónido y posee una delicada cresta posterior. El ejemplar MPEF-PV 4704 muestra un grado de desgaste equivalente al MPEF-PV 4705 pero es claramente comparable a este último. Los MLP 82-V-2-114, MPEF-PV 4844 y MPEF-PV 4757 son morfológicamente semejantes a los ya descritos y se diferencian por el tamaño algo mayor así como por el carácter algo más robusto de los molares. Los ejemplares MLP 82-V-2-114 y MPEF-PV 4757 han conservado el m1 con escaso desgaste por lo que es posible observar, además de los caracteres ya mencionados del molar homólogo de los ejemplares MPEF-PV 4705 y MPEF-PV 4704, el menor tamaño del entocónido y la ubicación menos lingual del hipoconúlido en relación al tamaño y ubicación de esas estructuras en el m2.

Todos los molares inferiores aislados que son referidos a *P. riggsi* difieren de los ejemplares ya descritos sólo en rasgos menores, por ejemplo, el carácter más grácil del entocónido en el MPEF-PV 4824, mayor ancho basal en el MPEF-PV 4898 o mayor gracilidad del MPEF-PV 4872.

El MPEF-PV 5870 muestra una morfología dentaria similar en rasgos generales a los especímenes ya descritos; sus dimensiones coinciden con los ejemplares de mayor tamaño y presenta una altura mandibular, en el límite m2-3, mayor que cualquiera de los materiales asignados a esta especie, además de una menor diferencia en ancho trigónido-talónido y un entocónido proporcionalmente menos desarrollado en ambos molares.

Los molares superiores constituyen en su mayor parte piezas aisladas. Los M1-2 se caracterizan por ser dientes cuadrangulares. En ambos molares el metacónulo presenta aproximadamente el mismo tamaño; La cresta premetaconular es delicada y se extiende hasta la base del metacono (algo anteriormente a esta cúspide) y la cresta postmetaconular termina en la esquina metastilar del molar. Los M1 son algo más pequeños y menos anchos que los M2. El ancho menor se debe al menor tamaño relativo del protocono de los M1 respecto de los M2. El metacono y el paracono están desigualmente desarrollados. El metacono es una cúspide alta, de aproximadamente la mitad del tamaño que la StC+D, y se encuentra adosada a esta última. El grado de coalescencia entre ambas cúspides es mayor en el M1 que en el M2. La premetacrasta es recta y termina en la cara lingual de la StC+D, basal y anteriormente a esta cúspide, en un punto a la altura de la unión de las crestas anterior de la StC+D y posterior de la StB. La postmetacrasta es curva, con una porción descendente desde la cúspide del metacono y una porción ascendente que se une al extremo distal de la cresta postmetaconular. El paracono se encuentra muy reducido y adosado a la cara lingual de la StB, basal y anteriormente a esta cúspide. El grado de reducción del paracono es mayor en el M2 que en el M1. En los M1 con escaso desgaste se puede apreciar que el paracono presenta una muy corta preparacrasta y una postmetacrasta, más larga y recta, que recorre la cara lingual de la StB para terminar en un punto

por delante de la unión entre las crestas posterior de la StB y anterior de la StC+D. En los M1-2 la StB es más baja pero algo más larga que la StC+D. Los M1-2 presentan un cíngulo anterior delicado que se une lingualmente a la preprotocrista y labialmente al extremo distal de la cresta anterior de la StB; en el caso de los M1 el extremo labial del cíngulo anterior se encuentra más desarrollado.

Los dos ejemplares que han preservado parte del maxilar son los MPEF-PV 4893 y MPEF-PV 4899. El primero de ellos conserva un M2 muy desgastado y los alvéolos de las raíces labiales del M3 mientras que el segundo los M3-4 completos. El M3 de dicho ejemplar es, dado el pequeño tamaño del metacónulo, un diente de sección triangular. El metacono, si bien es grande, es proporcionalmente menor que aquel de los M1-2 así como es menor la diferencia de tamaños que guarda con la StC+D. El paracono está tan desarrollado como en el M2. A diferencia de los molares anteriores en el M3 la StC+D es más baja que la StB. En los M3 aislados, MPEF-PV 4892, MPEF-PV 4761 y MPEF-PV 4685, se puede apreciar, debido a su escaso desgaste, que el metacónulo presenta crestas premetaconular y postmetaconular muy cortas y de largo subigual, la primera termina basal y anteriormente al metacono y la segunda basal y posteriormente a dicha cúspide. El M4 está solamente representado en el ejemplar MPEF-PV 4899. Su tamaño es un tercio del tamaño del M3. Al igual que el M3 es de sección triangular, sólo dos cúspides se pueden individualizar claramente: el gran protocono y la StB que ocupa la mayor parte de la cara labial del diente.

**Comentarios.** En la diagnosis original de esta especie, Simpson (1932) mencionaba los siguientes caracteres: trigónidos más estrechos que los talónidos, m4 estrecho y birradicado y rama madibular muy baja en proporción al tamaño de los dientes. Esta diagnosis aparentemente estuvo hecha en comparación con *Halmarhiphus nanus*, otra de las especies del género al que había referido a *P. riggsi*; en relación a *H. nanus* señaló que sus molares eran idénticos en cuanto a los pequeños trigónidos en los que existían dos cúspides principales; la interna fue descrita como bífida, una morfología que aquí fue considerada el resultado de la coalescencia de para- y metacónido; *Halmarhiphus nanus*, fue referida aquí como *Gaimanlestes? nanus* (véase más arriba la discusión de *Gaimanlestes? nanus*). Por otro lado Simpson (1932) comparó al FMNH P13639 con el ejemplar asignado por Ameghino a la dentición inferior del abderítido *Pitheculites minimus*, el cual cabe aclarar, no constituye un Paucituberculata (véase comentarios de *Pitheculites minimus*).

Posteriormente, Reig (1955) ubicó a *P. riggsi* tentativamente en el género *Phonocdromus* (i.e., “*Phonocdromus*” *riggsi*) y finalmente Marshall y Pascual (1977), gracias al descubrimiento de *P. centinelus*, la consideraron formalmente una especie de *Pichipilus*; *P. centinelus* les había permitido a Marshall y Pascual (1977) reevaluar la morfología de los molares de la especie colhuehuapense dado que consideraron que *P. centinelus* resultaba intermedia en tamaño y estructura respecto de *P. riggsi* y *P. osborni*. Al incluirla formalmente en *Pichipilus*, dieron una diagnosis revisada en relación a las otras especies del género donde señalaron como caracteres su pequeño tamaño y la menor robustez de los molares. Además de esos rasgos, en este trabajo se observaron otros caracteres que permiten diferenciarla y que son el mayor tamaño proporcional de los entocónidos y el mayor largo del cíngulo

anterobasal del m3. En *P. riggsi* el cíngulo anterobasal del m3 alcanza la base del hipocónido y es ligeramente subhorizontal, en *P. osborni* y *P. centinelus*, en cambio, el cíngulo se extiende hasta la base del protocónido y es más vertical. Finalmente, una autapomorfia resultante de la filogenia realizada en esta revisión es la presencia de una cresta anterior al trigónido del m2 la cual ocurre de manera homoplásica en *P. tripotamicus*. Esta cresta se origina en la confluencia de las postparacístida y preprotocrístida y recorre la cara anterior del trigónido hasta unirse con el cíngulo anterobasal.

Dejando de lado los especímenes referidos ciertamente a *P. riggsi* (véase hipodigma), en el conjunto de los materiales procedentes del Colhuehuapense de Gran Barranca se identificó un conjunto de ejemplares, cuyas características morfológicas no permiten asignarlos indudablemente a *P. riggsi*. Todos ellos son referibles a *Pichipilus* y su morfología es próxima a la de la especie *P. riggsi*. Sin embargo, estos ejemplares presentan ciertas diferencias en relación al tamaño, presencia o ausencia de cíngulo lingual y grado de saliencia del hipocónido que motivaron el reconocimiento de dos morfotipos, lo cuales se discuten a continuación.

#### *Pichipilus* aff *riggsi* morfotipo A

**Material referido.** MLP 77-VI-13-15 (Lám. 6, figs. J-L), fragmento mandibular derecho con m2-3 y alvéolos del m4 y MPEF-PV 5868, fragmento mandibular derecho con m2-3 y alvéolos del m4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Fm. Sarmiento, Mbo. Colué-Huapí. Localidad Gran Barranca, Pcia. del Chubut, Argentina.

Los MLP 77-VI-13-15 y MPEF-PV 5868 no poseen datos del nivel exacto de procedencia dentro de los estratos colhuehuapenses. El MLP 77-VI-13-15 fue colectado por H. Herrera, y el MPEF-PV 5868 por personal del MLP-Duke.

**Medidas.** Tabla 13.

**Descripción y comentarios.** El MLP 77-VI-13-15 presenta una morfología general concordante con la de los especímenes referidos a *P. riggsi*, pero difiere en su tamaño, siendo que éste es mayor que el de los especímenes de mayor tamaño asignados a *P. riggsi*. Además, se diferencia en la presencia de un cíngulo lingual ubicado entre el metacónido y entocónido (más desarrollado en el m2 que en el m3), en el mayor largo del m3 y en el mayor tamaño relativo del entocónido. El ejemplar MPEF-PV 5868 coincide en los caracteres mencionados con el MLP 77-VI-13-15, pero sus molares son proporcionalmente más anchos.

Las diferencias mencionadas con el holotipo de *P. riggsi* pueden corresponder a cierta variabilidad intraespecífica, por lo que se optó por referir estos materiales como un morfo de *P. riggsi*.



*Pichipilus* aff. *riggsi* morfotipo B

**Material referido.** MPEF-PV 4845, fragmento mandibular izquierdo con m2-3 y alvéolos del m4; MPEF-PV 4828, fragmento mandibular izquierdo con m2-4, y alvéolos del i2 y de los p2-m1; MPEF-PV 4759, fragmento mandibular derecho con m2; MPEF-PV 4702, m2 derecho; MPEF-PV 4764, m2 izquierdo; MPEF-PV 4762, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4686, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4811, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4855, M2 izquierdo aislado y MPEF-PV 4835, M2 derecho aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Fm. Sarmiento, Mbo. Colué-Huapí. Localidad Gran Barranca, Pcia. del Chubut, Argentina. Procedente de estratos Colhuehuapenses pero sin datos del nivel exacto en los que fueron recuperados se conocen los MPEF-PV 4762, MPEF-PV 4835, MPEF-PV 4845, MPEF-PV 4686, MPEF-PV 4811 y MPEF-PV 4764. De la misma localidad y del nivel "c " procede el ejemplar MPEF-PV 4702; del nivel "c " gris el MPEF-PV 4828; del nivel mono oeste superficial los MPEF-PV 4759 y MPEF-PV 4855. Todos los materiales fueron colectados por personal del MLP-Duke.

**Medidas.** Tablas 13 y 14.

**Descripción y comentarios.** Los ejemplares MPEF-PV 4759 y MPEF-PV 4828 entran en el rango de tamaño de los individuos más pequeños de *P. riggsi*. Ambos presentan un grado de desgaste muy marcado. El primero de ellos ha conservado solamente el m2. Comparado con la pieza homóloga del MPEF-PV 4828 comparte el carácter muy saliente del hipocónido, semejante a lo que ocurre en el m2 del MPEF-PV 4845. El MPEF-PV 4828 preservó también los m3-4. El m3 tiene las mismas características que el m2. El m4 es proporcionalmente de mayor tamaño que en *P. riggsi* y finalmente a juzgar por los alvéolos del p3, comparados con los alvéolos preservados del m1, este diente también fue proporcionalmente de mayor tamaño que en *P. riggsi*. Adicionalmente el m4 presentaba, a diferencia de *P. riggsi*, una raíz posterior de mayor tamaño que la anterior. El MPEF-PV 4845 presenta los m2-3 tan grandes como las formas de mayor tamaño de *P. riggsi*, lo más característico de este ejemplar es el gran tamaño del m3, el cual es tan largo como el m2; además, ambos molares presentan hipocónidos muy salientes labialmente.

Todos los ejemplares detallados comparten la gran saliencia de los hipocónidos. En vista labial y en el límite entre las raíces y la base de la corona, se puede apreciar que los hipocónidos se separan de los trigónidos por un flexo moderadamente profundo y que los hipocónidos son en su base más bajos que los trigónidos. En síntesis, los ejemplares descritos se diferencian de *P. riggsi* por presentar hipocónidos más salientes (con una diferencia de altura en vista labial entre talónido y trigónido mayor) y por el gran tamaño del m3 en relación al m2. Por otro lado también se diferencian de los

especímenes referidos a *Pichipilus* aff. *riggsi* morfotipo A en que no presentan un cíngulo lingual entre metacónido y entocónido, los molares no son tan robustos ni tienen tan desarrollado el entocónido. Aquí se optó, al igual que en el conjunto de materiales referidos como *Pichipilus* aff. *riggsi* morfotipo A, por reunirlos en un morfotipo distinto.

#### 1.3.1.1.c

*Pichipilus centinelus* Marshall y Pascual, 1977

Lám. 6, figs. C-F

*Pichipilus centinelus* Marshall y Pascual, 1977, pág. 102.

**Tipo.** MLP 68-I-17-204, fragmento de rama mandibular izquierda con las raíces del p2 y m1-4 completos; cráneo parcialmente preservado, con M1-4 izquierdos fragmentarios y M1-4 derechos también fragmentarios (Marshall y Pascual, 1977, fig. 3 a-c, 4 a-c; Lám. 6, figs. C-F).

**Hipodigma.** El tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno ?Temprano-Medio, “Notohippidiense”. El MLP 68-I-17-204 procede de las proximidades orientales del Cerro Centinela, aproximadamente a unos 30 Km. al sur de Calafate, Lago Argentino, Pcia. de Santa Cruz, Argentina. “Piso Notohippidiense” de Ameghino. Colectado por R. Pascual y O. Rivas en 1968.

**Medidas.** Tabla 13.

**Diagnosis revisada.** *P. centinelus* se diferencia de *P. riggsi* y *P. osborni* por su tamaño, mayor que *P. riggsi* y menor que *P. osborni*. Se diferencia de *P. riggsi* por la presencia de m2-3 anchos basalmente, cíngulo anterobasal corto en el m3, menor desarrollo proporcional del entocónido y paracristida recta en el m1. Se diferencia de *P. osborni* por el menor ancho basal de los m2-3 y por su tamaño menor.

**Comentarios.** Entre las especies de *Pichipilus*, *P. centinelus* es la que está representada por restos más completos. En principio, el cráneo es uno de los pocos que se conocen para los Paucituberculata. Su estado de preservación es malo, pero ciertos rasgos pueden ser comparados con los cenoléstidos vivientes, con el Paucituberculata basal *Evolestes hadrommatos*, los paleoténtidos *Palaeothentes minutus*, *Acdestis maddeni* y *Acdestis owenii* y, aunque son muy fragmentarios, con los restos craneanos del cenoléstido *Stilotherium dissimile* y el abderítido *Abderites crispus*. Aunque el cráneo de *P. centinelus* perdió el extremo anterior del rostro, parece haber tenido un rostro menos alargado que el de *Caenolestes*, y en este sentido más similar al de *E. hadrommatos*. En comparación con los paleoténtidos y *A. crispus*, en cambio, parece haber sido más alargado. Al igual que en *A. owenii* y *P.*

*minutus* los nasales terminan anteriormente respecto del borde anterior de las órbita. En *E. hadrommatos* y en los caenolestidae, en cambio, los nasales terminan algo más posteriormente a dicho límite. Las vacuidades palatales se extienden entre el P3 y el M2 al igual que ocurre en los cenoléstidos vivientes; en *E. hadrommatos* las fenestras palatales terminan anteriormente a la altura del P2 y en los paleoténtidos se extienden entre el M1 y el M4; en *A. crispus* las fenestras palatales están ausentes (capítulo V, 1.3). En *P. centinelus*, *E. hadrommatos*, *A. owenii* y *P. minutus* los forámenes incisivos se extienden posteriormente hasta la porción media del P1, en los cenoléstidos actuales, en cambio, lo hacen hasta el P2. En cuanto este rasgo *P. centinelus* es también similar a *Stilotherium dissimile*; en este último si bien no se preservó el paladar por delante del P2 se puede apreciar que a la altura de este premolar no existieron fenestras incisivas. En cuanto a la presencia de diastemas entre los premolares en *P. centinelus* al igual que en los cenoléstidos actuales, *E. hadrommatos* y *P. minutus* existen por delante y por detrás del P1. En *S. dissimile* existe un corto diastema por detrás del P1. En *Acelestis owenii* y *A. maddeni*, en cambio, no existen tales diastemas entre los premolares.

En su descripción Marshall y Pascual (1977) interpretaron que el área hundida dorsalmente y a los costados del cráneo a la altura del contacto P3-M1 representaba un sector no osificado correspondiente a las vacuidades anteorbitales, presentes en las especies de cenoléstidos actuales. Esto condujo a Marshall (1980) a proponer que la presencia de vacuidades anteorbitales constituía un rasgo derivado compartido por cenolestinos y pichipilinos, sustentando así la monofilia de ambos grupos. La filogenia de los Paucituberculata realizada por Goin *et al.* (Ms-a-) llevó a los autores a reestudiar este ejemplar y concluir que el carácter no es comparable en *P. centinelus* debido al deterioro en el contacto de los huesos nasal, frontal y maxilar, una observación que fue corroborada en este trabajo.

En la descripción de los molares superiores Marshall y Pascual (1977) señalaron la presencia de un “cónulo intermedio” (= metacono) que estaba más desarrollado que en el cenolestino *Stilotherium dissimile*. Aquí, en cambio, se concluyó que el metacono fue tan grande como en *Stilotherium*, o en los pichipílidos *Phonocdromus* n. sp. aff *gracilis* morfotipos A y B; esta apreciación fue posible gracias al conocimiento que actualmente se tiene de los molares superiores de la especie *P. riggsi* y que permitió reconsiderar la morfología de los molares superiores de *P. centinelus*.

En la diagnosis original de *P. centinelus* sólo se había hecho mención a su tamaño y morfología intermedia entre aquellas de *P. riggsi* y *P. osborni*. En este estudio, en cambio se observaron otras diferencias con *P. riggsi* más allá de las mencionadas por Marshall y Pascual (1977, véase más arriba). *P. centinelus* se diferencia de *P. riggsi* por el menor largo y orientación más vertical del cíngulo anterobasal del m3 y por la forma mas recta de la paracrístida del m1. En relación a *P. osborni*, en cambio, las diferencias son las mismas que las descritas por otros autores (*i.e.* menor tamaño y coronas basalmente menos anchas).

Sobre la procedencia del ejemplar tipo, y a diferencia de lo que ocurre con el tipo de *P. osborni*, *P. centinelus* procede sin dudas del “piso Notohippidiense” de Ameghino; por esto la distribución del género se extiende, al menos, hasta el Santacrucense temprano.

#### 1.3.1.1.d

*Pichipilus* sp.

Lám. 6, figs. D-E

**Material.** MSC 1, un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos del i2 y p3, trigónido y raíz posterior del m1, m2 completo y m3 entero pero muy gastado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, “Pinturense”, Fm. Pinturas. Localidad Cerro de los Monos, Pcia. de Santa Cruz, Argentina. Colectado por Marcelo Tejedor en diciembre de 2002-febrero de 2003.

**Medidas.** Tabla 13.

**Descripción y comentarios.** La rama mandibular es proporcionalmente baja y labialmente presenta dos forámenes mentonianos, uno por debajo de la raíz anterior del p3 y un segundo foramen por debajo de la raíz posterior del m1. Tanto en *P. riggsi* como en *P. centinelus* el forámen mentoniano anterior desarrolla hacia adelante un surco. En comparación con estas especies, el forámen anterior del MSC 1 presenta el surco mucho más profundo. La porción posterior del alvéolo del i2 se extiende hasta un punto por debajo de la raíz posterior del p3. Del p3 se ha conservado el alvéolo anterior y la raíz posterior. La raíz posterior del p3 es aproximadamente tan grande como la raíz anterior del m1 y dada esta relación de tamaños se puede inferir que el p3 fue proporcionalmente más grande que en las especies conocidas de este género. Las características del trigónido del m1 son semejantes a aquellas de *P. centinelus* y *P. riggsi* en cuanto al tamaño relativo de las cúspides y la disposición de las mismas, pero se asemeja más a *P. riggsi* en la forma más curva de la paracristida y se diferencia de *P. centinelus* en el que la paracristida es recta. El cóngulo anterobasal es, al igual que en *P. centinelus* y *P. riggsi*, corto y extendido desde el paracónido hasta la base del protocónido. Al igual que en *P. riggsi* el cóngulo anterobasal es de ancho moderado y se diferencia de *P. centinelus* donde el ancho del cóngulo es mayor. En comparación con *P. centinelus* y *P. osborni*, los m2-3 del MSC 1 no son anchos basalmente, y en este sentido muestran una morfología más próxima a la de *P. riggsi*. En el m2, si bien el trigónido está gastado, pueden diferenciarse los para- y metaconido, ambos son subiguales y coalescentes. La cresta posterior del metaconido, parcialmente preservada, está moderadamente desarrollada. De la base del entocónido se puede inferir que éste fue grande y proporcionalmente mayor que en *P. centinelus* y *P. osborni*. El hipoconúlido es algo robusto, se encuentra ubicado inmediatamente por detrás del entocónido y se separa de éste por surco poco profundo. El cóngulo anterobasal es corto, como en *P. riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni*; se extiende posteriormente hasta un punto a la altura del protocónido y, como en algunos ejemplares de *P. riggsi*, se forma por detrás de su extremo posterior una pequeña rugosidad que parece continuar el cóngulo posteriormente. A pesar del desgaste del m3 en este molar se pueden apreciar los siguientes caracteres: menor diferencia en ancho

trigónido talónido que en el m2, cóngulo anterobasal largo y presencia de la cresta posterior al metacónido. El cóngulo anterobasal es largo dado que sobrepasa posteriormente al protocónido. En este sentido el m3 del MSC 1 es similar al de *P. rigssi* y difiere del de *P. centinelus* y *P. osborni*, en los que es corto.

Debido a que el ejemplar MSC 1 presenta semejanzas con cada una de las especies del género, es que el mismo no puede ser asignado con certeza a ninguna de estas ellas; por lo tanto, es provisoriamente referido aquí como *Pichipilus* sp.

#### 1.3.1.1.e

*Pichipilus? halleuxi* (Marshall, 1990)

Lám. 6, figs. Q-S

**Tipo.** MNHN 534, fragmento mandibular derecho con m1 y p3 (Lám. 6, figs. Q-S).

**Hipodigma.** El tipo y el MNHN 547, una rama mandibular izquierda con la porción basal del i2, alvéolos de los p2-3, m1 entero, alvéolos de los m2-3 y parte del alvéolo anterior del m4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Friasense, Fm. Río Frías. Localidad de Alto Río Cisnes, Aisén, Chile.

**Medidas.** Tabla 13.

**Comentarios.** Cuando Marshall (1990) nominó a *P. halleuxi* esta especie estuvo basada sólo en su espécimen tipo. Como resultado de la revisión de los Paucituberculata provenientes de la fauna de la localidad de Alto Río Cisnes se determinó en este estudio que el ejemplar MNHN 547 referido por Marshall al Microbiotheriidae *Microbiotherium tehuelchum* constituye un espécimen referible a los Pichipilidae y además es considerado coespecífico con el MNHN 534. En principio el MNHN 547 puede ser referido a los Paucituberculata y no a los Microbiotheriidae por la presencia de un incisivo hipertrofiado, entocónido comprimido lateralmente, paracónido muy reducido y ausencia de muesca en la paracrístida. Dentro de los Paucituberculata el MNHN 547 puede ser referido a los Palaeothentoidea por presentar una marcada diferencia de grosor entre las capas de esmalte oclusal y lateral, una cresta posterior al metacónido, una cresta similar posterior al protocónido y una postentocrístida. Dentro de los paleotentoideos los caracteres que permiten asignarlo a los Pichipilidae son la inclinación lingual de la cúspide del p3 y muesca de la protocrístida del m1 profunda. Finalmente las similitudes que presenta con el MNHN 534, sumado a que ambos tienen la misma procedencia geográfica y estratigráfica, permiten inferir que ambos son coespecíficos. Los dos ejemplares comparten un tamaño similar e igual disposición y relación de tamaños de las cúspides del trigónido, en ambos m1 el paracónido es sumamente reducido, se une con el protocónido por una

paracrístida ligeramente curva y el metacónido está ubicado a la misma altura que el protocónido siguiendo un eje perpendicular al anteroposteior del molar. El cóngulo anterobasal es corto y se extiende posteriormente hasta el protocónido. El talónido es amplio, más largo y ancho que el trigónido. Según se desprende del tamaño de la base del entocónido del MNHN 534, esta cúspide fue de menores dimensiones que en el MNHN 547; en este último se puede observar que esta cúspide es alta y presenta una fuerte entocrístida que es más bien recta y algo oblicua en sentido anterolabial-posterolingual.

*Pichipilus? halleuxi* presenta varios caracteres que la diferencian de los restantes Pichipilidae. Su tamaño es algo mayor a *P. riggsi* y *Phonocdromus gracilis*, y similar a *P. centinelus*. El m1 es basalmente ancho y la paracrístida de este diente es bien recta, carácter que la asemeja a *P. centinelus* y la diferencia de las restantes especies; el entocónido tiene una morfología distinta a todas, es bien alto y la entocrístida es larga y poco curva hacia la cuenca del talónido.

Cuando fue dada a conocer Marshall (1990) propuso a *Pichipilus halleuxi* como el cenoléstido extinto más cercanamente emparentado a *Pliolestes*. Esta idea fue corroborada por el análisis filogenético de los Pichipilinae realizado por Ortiz-Jaureguizar (1997) pero no por el presente estudio (capítulo V, 3.2). Más bien los resultados de este trabajo indicaron que *Pichipilus? halleuxi* es un Pichipilidae de afinidades inciertas. *P?. halleuxi* presenta dos sinapomorfias de esta familia que fueron mencionadas más arriba. En el análisis realizado por Ortiz Jaureguizar (1997) dos sinapomorfias reunían a *Pliolestes tripotamicus* y *Pichipilus halleuxi*: entocónidos gráciles y metacónido más bajo que el protocónido. Respecto al primer carácter cabe aclarar que el entocónido de *Pichipilus? halleuxi* no es particularmente más gracil que en los restantes Pichipilidae; respecto del segundo carácter, en todos los cenoléstidos y pichipílidos que han preservado el m1, éste presenta un metacónido más bajo que el protocónido. Se interpreta aquí que en *Pichipilus? halleuxi* esta característica está acentuada por el desgaste de los molares; la diferencia de alturas entre estas cúspides es semejante a la observada en otros Pichipilidae con un desgaste equivalente.

Marshall (1990) asignó *P. halleuxi* al género *Pichipilus* sobre la base de la morfología del p3, el amplio cóngulo anterobasal del m2 (= m1 de este trabajo) y la escasa diferencia de alturas entre las cúspides del trigónido respecto de las del talónido. La diagnosis original incluía dos caracteres para distinguir a *P. halleuxi* de las especies de *Pichipilus*: cara labial del m1 (= m2 de Marshall) más alta en relación a la lingual y metacónido y entocónido más pequeños. Además, en la descripción mencionó que el metacónido es de igual altura que el paracónido, está ubicado lingualmente respecto del protocónido y no está unido al protocónido por una protocrístida. Además de considerar que *P. halleuxi* pertenecía al género *Pichipilus*, y por lo tanto sus más cercano parentesco sería con las especies de este género, también sostuvo que su posición filogenética sería próxima a la del ancestro de *Pliolestes*. El rasgo que indicaría esta afinidad sería la presencia en *P. halleuxi* de un molar con la cara labial más alta que la lingual mientras que en *Pliolestes* el molar es de corona alta, es decir, con sus caras lingual y labial altas.

El hallazgo del ejemplar MNHN 547 en las colecciones del MNHN fue de gran importancia ya

que permitió conocer más detalles de la morfología madibular y dentaria de este pichipílido. Sin embargo, la evidencia aún resulta insuficiente como para poder establecer sus relaciones filogenéticas más cercanas en el contexto de la familia. Si bien se reconoció que *P?. halleuxi* presenta cartacterística que la distinguen a nivel específico, existe cierta incerteza en cuanto a su asignación genérica. La decisión de referirla con dudas al género *Pichipilus* radica en la total superposición de estados de carácter con las especies de *Pichipilus* y con *Phonocdromus gracilis*.

### 1.3.1.2

*Phonocdromus* Ameghino, 1894

*Phonocdromus* Ameghino, 1894, pág. 355.

**Especie tipo.** *Phonocdromus gracilis*, Ameghino 1894, pág. 356.

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno. Patagonia central.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

**Comentarios.** Cuando Ameghino dió a conocer el género (Ameghino, 1894) incluyó dos especies: *P. patagonicus* y *P. gracilis* sin designar a alguna de ellas como la especie tipo. De acuerdo con el catálogo de la colección del MACN, y a la descripción original, el tipo de *P. patagonicus* es el MACN A-5741; este espécimen fue referido al Microbiotheriidae *Microbiotherium tehuelcum* (Reig 1955, Marshall, 1982b), con lo cual, *P. patagónicus* constituye un sinónimo *junior* de *Microbiotherium tehuelcum*. Reig (1955) consideró que la especie *P. patagonicus* era inválida y designó como especie tipo de *Phonocdromus* a *P. gracilis*. Este criterio de designación posterior de especie tipo (ICZN, artículo 69.1.1) fue seguido posteriormente por Marshall (1980, 1982b) y tanto *Phonocdromus* como *P. gracilis* han sido los nombres utilizados a lo largo de los últimos 50 años (e.g., Marshall, 1980; Marshall *et al.* 1990). El segundo ejemplar referido por Ameghino a *P. patagonicus* fue el MACN A-8456, y es asignable a *S. dissimile* (erróneamente lo listó Reig, 1955 bajo el número MACN A-8450).

Uno de los rasgos diagnósticos de *Phonocdromus* mencionados por Ameghino (1894), fue la presencia en los molares inferiores de dos cúspides externas y cuatro internas, estas últimas habrían surgido por el desdoblamiento de las dos “cúspides primitivas”. Aquí se interpreta que las cúspides a las que hizo alusión este autor corresponden a el paracónido y metacónido, las anteriores, y entocónido y entocrístida, las posteriores. Marshall (1976, 1980) había interpretado en *Phonocdromus*, al igual que en *Pichipilus*, que en el trigónido existía una única cúspide bífida.

En este trabajo se reconoce solo una especie para este género: *Phonocdromus gracilis*. Además, dos nuevas especies son referidas con dudas a este género: *Phonocdromus?* sp. nov. A y *Phonocdromus?* sp. nov. B.

#### 1.3.1.2.a

*Phonocdromus gracilis* Ameghino 1894

Lám. 7, figs. A-B

*Phonocdromus gracilis* Ameghino 1894, pág. 356; 1898, pág. 186.

**Tipo.** (lectotipo, Reig 1955, fig. 2) MACN 8457, un fragmento mandibular izquierdo con raíz posterior de p3, m1-3 completos y alvéolos del m4. Actualmente el tipo carece de p3 (Lám. 7, figs. A-B).

**Hipodigma.** El tipo y los AMNH 9593, rama mandibular derecha con el i2 con su porción distal rota, 2 a.s., raíces de tres dientes unirradiculados y p2-m4 completos (*Halmarhiphus nanus* Sinclair 1905, fig. 7 y lámina LXIII, figs. 9 y 9a) y AMNH 9123, fragmento mandibular izquierdo con m1-3 y alvéolos del m4.

Nota: Durante el estudio de los materiales alojados en la Colección Ameghino del MACN, no pudieron ser localizados los ejemplares que se detallan a continuación: materiales referidos por Marshall (1982b) a *P. gracilis*, MACN 5707 fragmento de rama mandibular derecha con m2-4 completos (sintipo de *Garzonia captiva*), MACN 8458, rama mandibular izquierda con los m1-4, MACN 8462, rama mandibular derecha con m2-4; materiales catalogados como *P. gracilis* pero no mencionados en la revisión de Marshall (1982b), MACN 8459, rama mandibular con el p4, MACN 8460, molar inferior aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Santacrucense s.s., Fm. Santa Cruz, Pcia. de Santa Cruz, Argentina. El ejemplar tipo fue colectado por Carlos Ameghino y procede de la Localidad La Cueva mientras que los AMNH 9593 y AMNH 9123 fueron colectados por Barnum Brown a lo largo de la margen norte del Río Gallegos cerca de la Ea. Felton.

**Medidas.** Tabla 13.

**Diagnosis.** *Phonocdromus gracilis* se diferencia de los restantes Pichipilidae por la siguiente combinación de caracteres: (1) paraconido de los m2-3 de tamaño menor que el metacónido, (2) para-



y metaconido próximos (3) postparacristida de los m2-3 orientada perpendicularmente respecto del eje anteroposterior de los molares y (4) cíngulos anterobasales de los m2-3 largos.

**Comentarios.** Esta especie es conocida actualmente sólo por tres ejemplares, el tipo y los AMNH 9593 y AMNH 9123. Excepto el holotipo, ninguno de los especímenes catalogados como *P. gracilis* provenientes de la colección Ameghino son mantenidos en el hipodigma dado aquí. Entre ellos se cuenta el lote de materiales bajo la numeración MACN 8457-8460 compuesto, además del tipo, por un fragmento vertebral, un resto óseo indeterminado y un ejemplar asignado aquí a *S. dissimile* bajo el número lote 8457-8460. Marshall (1982b) mencionó un ejemplar con número MACN 8458 referible a *P. gracilis* pero su descripción no coincide con la del ejemplar lote 8457-8460, por lo que el espécimen mencionado por Marshall, MACN 8458, está actualmente perdido. En otra caja y con el número de colección MACN 8459 existe un material que consiste en un fragmento de rama mandibular derecha, con raíces del m4 y porción de la rama ascendente. Es dudoso si este ejemplar es el original ya que no coincide con la descripción provista por las fichas del catálogo. Del ejemplar que actualmente está alojado bajo el MACN 8459 puede decirse que, dado el carácter inflexionado del ángulo mandibular, se trata de un marsupial, pero, debido su pobre estado de preservación, es difícil realizar una determinación más aproximada. Además de los especímenes mencionados, Marshall incluyó en el hipodigma de esta especie a los MACN 5707 (según Marshall sintipo de *G. captiva*), MACN 8461, MACN 8462 y MACN 5722 (según Marshall sintipo de *H. nanus*). De ellos, los MACN 5707 y MACN 8462 están perdidos mientras que los MACN 8461 y MACN 5722 son considerados en este trabajo como Pichipilidae indet. (véase más abajo).

De los ejemplares del American Museum of Natural History, el AMNH 9593 había sido asignado por Sinclair (1905) a *Halmarhiphus nanus* (sobre el estatus taxonómico de esta especie véase en este capítulo el punto 1.2.3). Probablemente, sólo basado en la morfología del tipo de *H. nanus* y en la del AMNH 9593, Sinclair (1906) consideró que *Halmarhiphus* constituía un ancestro directo de *Caenolestes* y de los Palaeothentinae; además dada la combinación de caracteres poliprotodontes (dentición antemolar completa) y diprotodontes (incisivos hipertrofiados y procumbentes) adhería a la hipótesis de Bensley (1903) del posible origen didelfoideo de los Phalangeridae a partir de una “forma” tal como la representada por *Halmarhiphus*. El ejemplar AMNH 9593 es sumamente completo. Al i2 roto en su extremo distal, le siguen cinco alvéolos hasta el p2. La posición lingual del primer alvéolo posterior al i2, correspondiente al i3, ya había sido señalada por Sinclair, en sus palabras “*The first alveolus is displaced toward the inner side, lying besides instead of in front of the third incisor*” (Sinclair 1905: 420). El análisis de la porción antemolar de este ejemplar y de los cenoléstidos actuales le permitieron a Hershkovitz (1995) establecer que en los Caenolestidae (=Paucituberculata) existe un incisivo de condición *staggered*; en este trabajo, como se detalló en la sección homologías dentarias (capítulo II, 3.1) se constató esta condición en numerosos especímenes correspondientes a este orden. Entre los Pichipilidae la presencia de ocho dientes antemolares también fue corroborada en *Phonocdromus?* sp. nov. A.

La diagnosis dada aquí para *Phonocdromus gracilis* consiste en sólo un rasgo derivado, y tres rasgos primitivos. En el contexto de la familia *Phonocdromus gracilis* es la única especie que presenta los cíngulos anterobasales de los m2-3 largos (carácter diagnóstico 4). En todos los Paucituberculata que aun conservan el paracónido, excepto en *Silotherium* y *Pichipilus* esa cúspide es de menor tamaño que el metacónido y está ubicada próxima a ella (caracteres diagnósticos 1 y 2). Al igual que en la gran mayoría de los Paucituberculata, excepto *Pichipilus* y los Palaeothentidae, la postparacrístida de los m2-3 está orientada perpendicularmente respecto del eje anteroposterior de los molares (carácter diagnóstico 3). *Phonocdromus gracilis* se diferencia de *Quirogalestes almagacha* por el mayor largo de los cíngulos anterobasales, el menor ancho proporcional del trigónido y por presentar el para- y el metacónido menos próximos.

Como se expresó más arriba, en esta revisión se reconocieron dos nuevas especies de Pichipilidae colhuehuapenses que fueron incluidas en el análisis filogenético: *Phonocdromus?* sp. nov. A y *Phonocdromus?* sp. nov. B. Como resultado, ambas conformaron un clado con los restantes Pichipilidae, pero sus relaciones permanecieron ambiguas. *Phonocdromus gracilis* presenta cierta afinidad morfológica con estas especies colhuehuapenses expresada en el menor tamaño del paracónido respecto del metacónido, la proximidad de para- y metacónido y la orientación perpendicular al eje anteroposterior del molar de la postparacrístida. *Phonocdromus gracilis* se diferencia de *Phonocdromus?* sp. nov. A por el mayor desarrollo de la cresta posterior del protocónido en los m1-3 y de *Phonocdromus?* sp. nov. B por la posición más lingual del paracónido del m1, el mayor desarrollo de las entocrístidas de los m2-3 pero el menor desarrollo de las restantes crístidas y por la menor saliencia del hipocónido. De ambas se diferencia por presentar cíngulos largos en los m2-3.

En el futuro el conocimiento de nuevos materiales, particularmente aquellos de la dentición superior de *Phonocdromus gracilis*, probablemente permita resolver las relaciones de parentesco con las especies colhuehuapenses. Por el momento, entonces *Phonocdromus* permanece como un género monotípico, con un registro restringido a la Edad- mamífero Santacrucense del extremo sur de Patagonia (Pcia. de Santa Cruz). Según los datos de masa corporal estimados por Dumont *et al.* (2000), *Phonocdromus gracilis*, con una masa de 13 g. fue el Paucituberculata más pequeño estudiado por estos autores.

#### 1.3.1.2.b

*Phonocdromus?* sp. nov. A.

Lám. 7, figs. C- H

**Material referido.** MLP 82-V-2-113, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 4 alvéolos simples, raíz del ?p1 y p2-m3 completos y raíces del m4 (Lám. 7, figs. C-D), MLP 77-VI-13-5, rama mandibular izquierda con el i2, dos alvéolos simples y p2-m1; MLP 77-VI-13-21, rama mandibular derecha con m2 y alvéolos del m1, m3 y m4; MPEF-PV 4684, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4695,

un m1 izquierdo; MPEF-PV 4696, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4697, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4698, rama mandibular derecha con fragmento de m2, m3 completo y alvéolos del m4; MPEF-PV 4699, rama mandibular derecha con m3, alvéolos de los m1-2 y raíz anterior del m4; MPEF-PV 4700, rama mandibular derecha con m4 y alvéolos de los m1 a m3; MPEF-PV 4755, fragmento mandibular derecho con los m3-4; MPEF-PV 4800, fragmento de maxilar izquierdo con M2, fragmento de M3 y alvéolos del M4; MPEF-PV 4805, M3 izquierdo aislado; MPEF-PV 4808, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4810, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4812, M1 izquierdo aislado (Lám. 7, figs. F, H,); MPEF-PV 4820, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4822, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4823, m3 izquierdo aislado; MPEF-PV 4826, un m1 izquierdo; MPEF-PV 4839, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4840, m3 izquierdo aislado; MPEF-PV 4842, rama mandibular derecha con m3 y alvéolos del m4; MPEF-PV 4858, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4862, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4868, m1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4876, rama mandibular derecha con los m2-4 completos, MPEF-PV 4877, rama mandibular derecha con m1, alvéolos del i2-3, 3 alvéolos simples, alvéolos del p2, raíces del p3; MPEF-PV 4878, mand. izquierda con m3-4 y alvéolos del m2; MPEF-PV 4879, rama mandibular izquierda con m2-3; MPEF-PV 4880, rama mandibular izquierda con m2 y fragmento de m3; MPEF-PV 4882, M2 aislado izquierdo; MPEF-PV 4891, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4903, rama mandibular izquierda con m1-2, 2 alvéolos simples, alvéolos del p2 y raíces del p3; MPEF-PV 4994, m2 izquierdo aislado; MEF-PV 5684, rama mandibular derecha con los p3-m1, m3 y alvéolos de los m2 y m4 (Lám. 7, figs. E, G,); MPEF-PV 5848, rama mandibular izquierda con los m2-3 y alvéolos de los m1 y m4; MPEF-PV 5863, rama mandibular derecha con fragmento de m2 y trigónido de m3.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense. Fm. Sarmiento, Mbo. Colué-Huapí. Localidad Gran Barranca, Pcia del Chubut. Del ejemplar tipo y de los ejemplares MLP 77-VI-13-5, MPEF-PV 5684, MPEF-PV 5848, MPEF-PV 4868, MPEF-PV 4839, MPEF-PV 4842, MPEF-PV 5863, MPEF-PV 4820, MLP 77-VI-13-21 y MPEF-PV 4840 no se tienen datos del nivel exacto de procedencia dentro de los estratos colhuehuapenses. Del nivel "c " proceden los ejemplares MPEF-PV 4695; MPEF-PV 4684, MPEF-PV 4700, MPEF-PV 4699, MPEF-PV 4698, MPEF-PV 4697 y MPEF-PV 4696; del nivel "B" los ejemplares MPEF-PV 4994, MPEF-PV 4891, MPEF-PV 4903 y MPEF-PV 4882. Del nivel "c " gris los ejemplares MPEF-PV 4826, MPEF-PV 4808, MPEF-PV 4810, MPEF-PV 4805, MPEF-PV 4822, MPEF-PV 4823, MPEF-PV 4812 y MPEF-PV 4800. Del nivel mono este superficial provienen los ejemplares MPEF-PV 4876, MPEF-PV 4877, MPEF-PV 4880, MPEF-PV 4858 y MPEF-PV 4878; del nivel mono oeste superficial proviene el ejemplar MPEF-PV 4755. El ejemplar tipo fue colectado por R. Pascual y colaboradores, los ejemplares MLP 77-VI-13-21 y MLP 77-VI-13-5 por Hebe Herrera y todos los materiales MPEF-PV por personal del MLP-Duke.

**Medidas.** Tablas 13 y 14.

**Descripción.** El MLP 82-V-2-113 presenta una rama mandibular relativamente alta. Su altura es aproximadamente uniforme entre el m4 a p3 y se torna progresivamente más baja desde el p3 hacia adelante. Posteriormente, ha preservado en forma parcial la base de la rama ascendente; entre ésta y el último molar existe un foramen retrodentario. Anteriormente, en la cara labial, un gran foramen mentoniano se ubica a la altura del m1; hacia adelante de este foramen se desarrolla un profundo surco que se extiende hasta un punto ubicado a la altura de la raíz posterior del p2. La sínfisis mandibular está poco definida pero se la puede apreciar extendiéndose aproximadamente hasta un punto ubicado a la altura del p3. El i2 se ha conservado en su porción proximal, es robusto y se orienta oblicuamente con respecto a la serie dentaria, por lo que su extremo más proximal es de posición lingual. Por detrás del i2 se observan dos pequeños alvéolos, ubicados uno al lado del otro, el más lingual de los dos corresponde al i3. Hacia atrás, se suceden dos alvéolos de los cuales el más anterior es de menor tamaño que el posterior. Por detrás se ha conservado la raíz de un diente unirradicado. Por la disposición de los alvéolos y raíz mencionados, los dientes anteriores eran de implantación procumbente. Los p2-3 se encuentran algo deteriorados. El p2 es más angosto y algo más corto que el p3, pero presenta un talónido más largo. El p3, más robusto y ancho posteriormente, presenta al igual que el p2 la raíz posterior de mayor tamaño que la anterior. En ambos premolares, la cresta posterior de la cúspide se extendía, de manera oblicua, desde el ápice hacia atrás hasta terminar posteriormente en un punto ubicado labialmente en el talónido. En el p3 la cúspide no es vertical sino que se inclina lingualmente. La serie molar presenta un grado de desgaste importante, principalmente el m3 que presenta su mitad labial prácticamente arrasada. Del m4 sólo se han conservado las raíces por las que se infiere fue muy reducido en relación al m3. Los molares son de aspecto globoso. Desde el m1 al m3 existe una progresiva reducción en tamaño y en la diferencia en ancho trigónido-talónido. En el m1 el paracónido y el metacónido están bien separados entre sí. La paracrístida es relativamente larga y poco oblicua respecto de la serie dentaria. La protocrístida aunque desgastada se aprecia que fue profunda. El cingulo anterobasal es débil y corto, extendiéndose solo a la altura del protocónido. Debido al desgaste presente pos detrás del protocónido la cresta posterior está ausente. El entocónido es una estructura robusta y su postentocrístida se encuentra separada del hipoconúlido por un surco poco profundo; la entocrístida es algo larga y oblicua y la postentocrístida se encuentra dirigida hacia la cuenca del talónido. En los m2-3, el metacónido está levemente adelantado en relación al protocónido y estas dos cúspides están más próximas en el m2 que en el m3. En ambos molares el paracónido es algo más pequeño que el metacónido, la cresta posterior del metacónido está moderadamente desarrollada y la cresta posterior del protocónido no está presente debido al desgaste. El entocónido es completo en el m2 y en el m3 solo está representado por su base. En el m2 presenta las mismas características en cuanto a las entocrístida y postentocrístida que aquel del m1 pero se diferencia por su largo mayor. El cingulo anterobasal en el m2 es largo y delicado y en el m3 está ausente debido al deterioro de la cara labial de este molar.

La mandíbula del MEF-PV 5684 es robusta, de altura uniforme y preserva gran parte de su porción posterior. En la base de la rama ascendente, por detrás del m4, existe un foramen retrodentario. En vista lateral y lingual se aprecia que el ángulo mandibular se extiende hacia atrás y algo por debajo del borde ventral mandibular. Sobre la rama ascendente y dorsalmente a la base del ángulo mandibular está presente el forámen mandibular el cual está dirigido posteriormente. En vista dorsal el ángulo mandibular se aprecia como una amplia repisa que parece no haber conservado su porción más posterior. Es aproximadamente triangular en vista dorsal y presenta una leve depresión para la inserción del músculo pterigoideo interno. La fosa masetérica es profunda y está limitada anteriormente por una fuerte cresta coronoidea inclinada hacia atrás. En la base de la fosa masetérica existen dos pequeños forámenes. El p3 presenta las mismas características que el p3 del MLP 82-V-2-113: una única cúspide inclinada lingualmente, talónido amplio y cresta posterior oblicua. Dado el menor desgaste presente en el m1 y m3 de este ejemplar, en comparación con el tipo, es posible observar en el m1 la presencia de la cresta posterior del protocónido y en el m3 el carácter corto del cíngulo anterobasal, el cual no supera posteriormente el límite trigónido-talónido. Los entocónidos de los m1 y m3 del MEF-PV 5684 presentan las mismas características que las descritas para los m1-3 del ejemplar tipo en cuanto a la morfología de la entocrístida y postentocrístida. Los hipoconúlidos en el m1 y m3 del MEF-PV 5684 se encuentran separados de las postentocrístidas por surcos poco profundo. Finalmente el m4 está representado sólo por sus raíces, era reducido y birradiculado.

El MLP 77-VI-13-5 constituye un fragmento mandibular anterior. La mandíbula es robusta, labialmente presenta dos forámenes mentonianos de igual tamaño y posición que en el ejemplar MEF-PV 5684. El i2 se ha conservado completo. Se aguza hacia el extremo distal donde presenta una cara de desgaste de forma ovalada; la cara de desgaste no es plana sino que sus bordes labial y lingual son altos, el borde labial se haya conformado por la capa de esmalte que recubre labial y anteriormente al incisivo. Por detrás de los i2 sólo se conservó el alvéolo del diente inmediato anterior al p2. Tanto los p2-3 como el m1 presentan las mismas características morfológicas que aquellos del ejemplar tipo. Los MPEF-PV 4695, MPEF-PV 4826 y MPEF-PV 4879 son algo más robustos y con m4 proporcionalmente más grandes que los que se acaban de describir.

El M1 asignado aquí a este morfo se diferencia del molar homólogo del *Phonocdromus?* sp. nov. B por su mayor robustez, menor tamaño proporcional del metacónulo y mayor tamaño del paracono. El ejemplar MPEF-PV 4800 constituye un fragmento maxilar que ha preservado los M2-3, el M2 es, al igual que el M1 robusto. Se diferencia del M2 del *Phonocdromus?* sp. nov. B, por la menor expansión lingual del metacónulo. El M3 por su parte se encuentra muy desgastado y no ha conservado su esquina posterolabial. Por las partes preservadas se puede inferir que el metacónulo fue de muy pequeño tamaño respecto del de los M1-2 y el molar así triangular en sección. El cíngulo anterior es corto y se une a la preprotocrista. Del paracono se ha conservado sólo su base por la que se puede inferir que esta cúspide estaba por lo menos tan desarrollada como en el M2.

**Comentarios.** *Phonocdromus?* sp. nov. A se diferencia de *Phonocdromus gracilis* por presentar molares más robustos, mandíbula proporcionalmente más alta y robusta, cresta posterior al protoconídeo en los m1-3 poco desarrollada, cíngulos anterobasales poco desarrollados y en los m1 y m3, cortos. Se diferencia de *Phonocdromus?* sp. nov. B por su menor tamaño total y el menor desarrollo de todas las crestas (excepto de las entocrístidas), los hipocónidos de los m1-2 son relativamente menos salientes, los molares superiores son más robustos, el metacónulo está menos desarrollado y es más alto respecto del protocono y el paracono es de mayor tamaño.

### 1.3.1.2.c

*Phonocdromus?* sp. nov. B

Lám. 7 figs. I, K-Q

**Material referido.** MPEF-PV 5679, fragmento mandibular izquierdo con el alvéolo del i2, cuatro alvéolos simples y p2-m1 completos (Lám. 7 figs. I-K); MPEF-PV 4831, fragmento mandibular izquierdo con los m1-2; MPEF-PV 4830, fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos del m1 y m2 completo y MPEF-PV 4832, fragmento mandibular izquierdo con los m3-4; MPEF-PV 4694, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4900, un m1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4825, un m1 derecho aislado; MPEF-PV 5837, un fragmento mandibular derecho con el alvéolo posterior del m1 y los m2-3 completos pero desgastados; MPEF-PV 4693, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4692, un m1 izquierdo aislado (Lám 7, figs. L-M, P.); MPEF-PV 4901, un m2 izquierdo aislado (Lám 7, figs. O, N, Q.), MPEF-PV 4691, un m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4815, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4683, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4807, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4885, ?M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4859, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4809, ?M2 derecho aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense. Fm. Sarmiento, Mbo. Colué-Huapí. Localidad Gran Barranca, Pcia del Chubut. Del nivel "c " proceden los ejemplares MPEF-PV 4694 y MPEF-PV 4683; del nivel "B" los ejemplares MPEF-PV 4900 y MPEF-PV 4885; del nivel "c " gris los ejemplares MPEF-PV 4815, MPEF-PV 4807, MPEF-PV 4809, MPEF-PV 4831, MPEF-PV 4830, MPEF-PV 4832, MPEF-PV 4825 y del nivel mono este superficial el ejemplar MPEF-PV 4859. Del nivel "c " proceden los ejemplares MPEF-PV 4693, MPEF-PV 4692 y MPEF-PV 4691, del nivel "B" el ejemplar MPEF-PV 4901. Todos los materiales fueron colectados por personal del MLP-Duke.

**Medidas.** Tablas 13 y 14.

**Descripción.** El MPEF-PV 5679 ha conservado parcialmente la rama horizontal de la mandíbula; ésta se encuentra fragmentada por detrás del alvéolo anterior del m2 y ventralmente en toda su extensión; debido a esto no es posible determinar la altura mandibular. Labialmente presenta dos forámenes

mentonianos, el más anterior es de mayor tamaño, se encuentra ubicado a la altura de la raíz posterior del p2 y presenta un surco moderadamente profundo y extendido hacia delante. El posterior se ubica a la altura del m1 en un punto intermedio entre las raíces de este molar. En el extremo anterior mandibular se preservó la porción posterior del alvéolo del i2. A partir de este alvéolo se puede inferir que el i2 se extendía hasta la altura de la raíz anterior del p3. Entre el p2 y el alvéolo del i2 existen cuatro alvéolos, el inmediato anterior al p2, es de un tamaño aproximadamente igual al de la raíz anterior del p2, y a juzgar por su orientación el diente que portaba habría sido procumbente. Hacia adelante, los tres alvéolos restantes también se encuentran inclinados (*i.e.*, habrían portado dientes procumbentes) y son sucesivamente decrecientes en tamaño del más posterior al más anterior. Los p2-3 son dientes bien comprimidos labiolingualmente. El p2 es de ancho uniforme, más estrecho que el p3 pero de igual largo que este último. La raíz anterior es mucho más pequeña que la posterior. El p2 se caracteriza por tener una cúspide moderada en altura y un talónido sumamente alargado. De la cúspide parte una corta cresta anterior, y una cresta posterior larga y de recorrido labial. El p3 presenta una cúspide más alta que la del p2 y casi tan alta como el trigónido del m1; al igual que en los restantes pichipílicos su cúspide se curva lingualmente. Es, en comparación con el p2, más simétrico en cuanto al desarrollo de las crestas, ya que éstas presentan un largo subigual. La cresta posterior es de recorrido labial y delimita posteriormente un talónido corto, ligeramente acuencado. El m1 es el único molar presente. El trigónido es más estrecho que el talónido y presenta un corto cóngulo anterobasal que se extiende posteriormente hasta la altura del protocónido. El protocónido es la cúspide más alta y desarrollada del trigónido. La paracrístida es larga y algo paralela a la serie dentaria dado que el paracónido presenta una posición más bien mesial que lingual. El paracónido está bien reducido y el metacónido muy desarrollado, de altura menor que el protocónido. La protocrístida, formada por las delicadas postmetacrístida y postprotocrístida, es profunda. La cresta posterior del protocónido está bien desarrollada pero algo desgastada en su unión con la crístida oblicua. El talónido es ancho, con el hipocónido alto y muy saliente labialmente. El entocónido es poco robusto y presenta una entocrístida corta y algo oblicua. El hipoconúlido, si bien está roto, puede apreciarse que estaba moderadamente desarrollado y unido al hipocónido por una postcrístida de orientación perpendicular a la serie dentaria.

El ejemplar MPEF-PV 4831, ha conservado el m1 el cual es comparable a la pieza homóloga del MPEF-PV 5679 a pesar de que muestra un grado de desgaste mayor principalmente a nivel del trigónido. El trigónido es claramente más estrecho que el talónido, la paracrístida es larga y más bien paralela a la serie dentaria, el paracónido es reducido y está ubicado más mesialmente que lingualmente. El talónido presenta un hipocónido bien saliente; el entocónido, del que se ha conservado solo su base, muestra un tamaño proporcional igual al del MPEF-PV 5679 y una entocrístida corta de la que se conservó solo su extremo distal; el hipoconúlido también muestra un desarrollo moderado y se encuentra unido al hipocónido por una postcrístida perpendicular a la serie dentaria. El m2 es de mayor tamaño que el m1, principalmente debido a su mayor ancho, y presenta una menor diferencia en ancho trigónido-talónido. El cóngulo anterobasal es largo y se extiende hacia

atrás superando el límite trigónido-talónido. En el trigónido el metacónido se encuentra claramente adelantado en relación al protocónido. El paracónido es de menor tamaño que el metacónido, aproximadamente de la mitad de su tamaño. El paracónido se encuentra volcado hacia delante, por lo que no está ubicado muy próximo al metacónido. La protocristida es profunda y tanto la postmetacristida como la postprotocristida son delicadas. La cresta posterior del metacónido es de desarrollo moderado y la cresta posterior del protocónido es delicada. En el talónido el hipocónido es bien saliente labialmente; el entocónido es más robusto que en el m1, y se encuentra desgastado lingualmente; presenta una entocristida corta y una cresta posterior dirigida hacia la cuenca del talónido; el hipoconúlido es de desarrollo moderado.

El ejemplar MPEF-PV 4830 al igual que los anteriores no ha preservado la porción ventral mandibular, pero labialmente conservó un forámen mentoniano por debajo del alvéolo anterior del m1. El alvéolo anterior del m1 es de menor tamaño que el posterior, y ambos coinciden en tamaño y proporciones con aquellos de los ejemplares tipo y MPEF-PV 4831. El m2 muestra las mismas características que el del MPEF-PV 4831, aunque por el desgaste mayor no es posible apreciar la cresta posterior del protocónido. A diferencia del MPEF-PV 4831, el MPEF-PV 4830 presenta un cíngulo anterobasal dorsoventralmente más alto en el límite trigónido-talónido.

El m3 del ejemplar MPEF-PV 4832 presenta una morfología similar a la de los m2 descritos y difiere de éstos en el menor tamaño total, en la menor diferencia en ancho trigónido talónido, en la mayor proximidad entre para- y metacónido y en que la cresta posterior del metacónido está algo más desarrollada. El m4 es birradicado, reducido en relación al m3 y presenta un cíngulo anterobasal que alcanza la base del hipocónido. En el trigónido se aprecian los proto- y metacónido; esta última cúspide es de tamaño algo mayor y se encuentra algo adelantada en relación al protocónido. En el talónido no es posible diferenciar cúspides.

Los ejemplares MPEF-PV 4694, MPEF-PV 4900, MPEF-PV 4825 constituyen tres m1 aislados. Todos son asignables al *Phonocdromus?* sp. nov. B sobre la base de la presencia de paracónido de posición mesial, hipocónido muy saliente, entocónido poco robusto y de la ausencia de cresta posterior al metacónido. Sin embargo existen ciertas diferencias entre estos molares y los descritos más arriba, como por ejemplo, el trigónido es más estrecho en el MPEF-PV 4825, mayor tamaño total y cíngulo anterobasal más largo en el MPEF-PV 4694 e hipocónido algo más saliente en el MPEF-PV 4900.

Los ejemplares MPEF-PV 5837, MPEF-PV 4693, MPEF-PV 4692, MPEF-PV 4901 y MPEF-PV 4691 se diferencian de los restantes ejemplares por su escaso desgaste. El ejemplar MPEF-PV 5837 consiste en un fragmento mandibular con los m2-3. Comparte con los ejemplares ya descritos el carácter saliente del protocónido, el paracónido de menor tamaño que el metacónido, postmetacristida y postprotocristidas rectas, hipoconúlido moderadamente pequeño y cíngulos anterobasales largos en ambos molares. El ejemplar MPEF-PV 4693 consiste en un m1 inferior aislado se diferencia de los m1 descritos en la posición más lingual del paracónido. El excelente grado de preservación del MPEF-PV 4692 permitió describir con detalle todas sus estructuras, pero la morfología de este diente si bien en



rasgos generales es la misma que en los anteriores, se diferencia en algunos aspectos; por ejemplo, los rasgos más notables de este molar son el mayor desarrollo de todas las crestas y del hipocónido, la gran saliencia labial de esta cúspide hace que el molar tenga una gran diferencia en ancho trigónido-talónido. En el trigónido, el protocónido es la cúspide principal, y al igual que el metacónido, es algo comprimido labiolingualmente. La paracrístida es filosa y se une al paracónido rudimentario y de ubicación lingual. La protocrístida es profunda y como en todos los pichipílinos formada por delicadas postprotocrístida y postmetacrístida. Las dos crístidas se dirigen por las caras posteriores del protocónido y metacónido hacia abajo formando una “v” pero sin llegar a tocarse sus extremos distales. De las dos la postmetacrístida es la más robusta. También en la cara posterior del protocónido pero en una posición totalmente labial se desarrolla la cresta posterior del protocónido que se dirige hacia la crístida oblicua. Ambas crestas son filosas y se unen formando una muesca. Por detrás del metacónido y en su base existe una pequeña cresta que podría ser homóloga a la cresta posterior del metacónido, se ubica en una especie de plataforma que se extiende lingualmente entre el metacónido y entocónido. El hipocónido es una cúspide prominente y prácticamente tan alta como el protocónido. La postcrístida es, como las restantes crestas, filosa. El hipoconúlido es proporcionalmente pequeño cuando comparado con otros pichipílinos. Finalmente, el entocónido es una estructura poco robusta y presenta una entocrístida corta. La entocrístida y la postentocrístida se encuentran próximas y dirigidas hacia la cuenca del talónido. El mayor desarrollo de la paracrístida, protocrístida, crístida oblicua y postcrístida se debe al menor desgaste de estos molares.

Los MPEF-PV4901 y MPEF-PV 4691, dos m2 derechos aislados, presentan las mismas características del trigónido descritas para este molar: paracónido de menor tamaño que el metacónido, metacónido claramente adelantado al protocónido, presencia de cresta posterior al metacónido moderadamente desarrollada, hipocónido saliente y entocónido poco robusto con igual disposición de las entocrístida y postentocrístida. Una diferencia con los m2 descritos es entonces el mayor desarrollo de todas las crestas principalmente de la cresta posterior del protocónido y la mayor saliencia labial del hipocónido. Al igual que en los m1 la primer característica mencionada se explica por el escaso desgaste del ejemplar.

Los molares superiores referidos a *Phonocdromus?* sp. nov. B son todos aislados. Los M1 son molares ligeramente cuadrangulares. El metacónulo es una cúspide baja y la cresta premetaconular es apenas diferenciable sobre la superficie de la cuenca del trigono. El metacónulo es amplio, se extiende tanto lingualmente como posteriormente donde supera la base del metacono. El protocono es anteroposteriormente largo por lo que en vista lingual se puede observar que su ápice se ubica algo por delante del extremo distal de la cresta posterior del la StB; la preprotocrista se orienta transversalmente al molar y se une al cíngulo anterior. El metacono es alto y se encuentra fuertemente adosado a la StC+D. La premetacrista es recta y termina en la base del metacono en un punto a la altura de la unión de las crestas posterior de la StB y anterior de la StC+D. La postmetacrista tiene forma de “V” y su extremo distal se une al posterior de la cresta posterior de la StC+D. El paracono está sumamente reducido por lo que las preparacrista y postparacrista están ausentes; el paracono es

solo observable en el ejemplar MPEF-PV 4807 donde se lo puede apreciar como una arruga vertical anteriormente ubicada en la cara lingual de la StB. Las StC+D y StB presentan un desarrollo desigual siendo la StC+D de mayor altura que la StB. Por otro lado la StC+D junto con el metacono se encuentran fuertemente extendidas posteriormente de modo que el eje que contiene sus cúspides se orienta oblicuamente respecto del labiolingual; debido a esta extensión posterior existe una gran distancia en sentido anteroposterior entre la StC+D y el protocono y además la pared posterior del metacono, junto con la cresta postmetaconular que lo recorre posteriormente, se encuentran volcados hacia atrás. La cresta postmetaconular se extiende hacia la esquina metastilar y termina en un punto por debajo de la porción distal de la postmetacrasta. El ejemplar MPEF-PV 4859 constituye un M2. Este molar se asemeja a los M1 en el grado de expansión lingual del metaconulo y se diferencia por su mayor tamaño (principalmente más ancho), mayor desarrollo del paracono, menor ancho del cóngulo anterior, mayor separación del metacono de la StC+D y menor extensión posterior de estas últimas dos cúspides. Debido al mayor tamaño del paracono se puede diferenciar a la preparacrasta la cual es corta y se encuentra unida al extremo posterior de la cresta posterior de la StB.

*Quirogalestes* Goin y Candela, 1998

*Quirogalestes* Goin y Candela, 1998, pág. 80.

**Especie tipo.** *Quirogalestes almagaucha* Goin y Candela, 1998

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno. Patagonia central.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

**Comentarios.** véanse los comentarios a la especie tipo.

**1.3.1.3** *Quirogalestes almagaucha* Goin y Candela, 1998

*Quirogalestes almagaucha* Goin y Candela, 1998, pág. 80.

**Tipo.** MLP 83-III-1-161, un fragmento mandibular izquierdo con la raíz posterior del p3, raíces del m1 y m2-3 completos aunque gastados (Goin y Candela, 1998, fig. 2).

**Hipodigma.** Sólo el ejemplar tipo.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno Medio, Edad-mamífero Casamayorensis, Fm. Sarmiento, términos medios del Mbo. Casamayor. Localidad Valle Hermoso, faldeo Sur del Cerrito Fructuoso. Colectado por J. C. Quiroga y J. L. Laza en 1983.

**Diagnosis revisada.** *Quirogalestes almagaucha* se diferencia de *Pichipilus* por presentar el para- y el metacónido de los m2-3 próximos, el paracónido de menor tamaño que el metacónido, la postparacrístida perpendicular al eje anteroposterior de los m2-3 y por la escasa diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido; se diferencia de *Phonocdromus* por presentar el metacónido menos adelantado respecto del protocónido, los cíngulos anterobasales de los m2-3 cortos y por tener una escasa diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido.

**Comentarios.** Como resultado del análisis filogenético realizado en esta revisión, *Quirogalestes almagaucha* conformó una politomía junto con *Pichipilus*, *Phonocdromus gracilis* y dos nuevas especies aquí referidas con dudas a este último género: *Phonocdromus?* sp. nov. A y *Phonocdromus?* sp. nov. B. En base a estos resultados en este trabajo se brinda una diagnosis revisada de *Quirogalestes almagaucha*. De la diagnosis dada por Goin y Candela (1998) se conservaron dos caracteres: la escasa diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido y la presencia de cíngulos anterobasales cortos. Como puede verse en los resultados del análisis morfométrico (véase gráfico o tabla) *Q. almagaucha* presenta una escasa diferencia en ancho entre el trigónido y el talónido en comparación con los restantes Pichipilidae. Con relación al desarrollo de los cíngulos anterobasales, *Q. almagaucha* se diferencia de *Phonocdromus gracilis*, *Phonocdromus?* sp. nov. A y *Phonocdromus?* sp. nov. B por presentar cíngulos cortos; en *Phonocdromus gracilis* y *Phonocdromus?* sp. nov. B son largos en ambos molares, en *Phonocdromus?* sp. nov. A es largo en el m2 y corto en el m3. En las especies de *Pichipilus* el desarrollo es variable; en *P. riggsi* es corto en el m2 y largo en el m3, mientras que en *P. centinelus* y *P. osborni* es, en ambos molares, corto; no obstante, en comparación con estas dos últimas especies, los cíngulos anterobasales en *Q. almagaucha* son de menor ancho. Los restantes caracteres diagnósticos originales de *Quirogalestes almagaucha* fueron los siguientes: (1) mayor tamaño del p3, (2) menor altura relativa del protocónido, (3) menor proximidad entre el para- y el metacónido y (4) metacónido no “adelantado” respecto del protocónido. De éstos, los caracteres 3 y 4, relacionados a la disposición de las cúspides del trigónido, fueron reformulados. Por un lado en este trabajo se consideró que el metacónido está efectivamente adelantado en relación al protocónido; de ello da cuenta la orientación anterolingual a posterolabial de la pared posterior del metacónido, la cual forma un ángulo, ligeramente obtuso, con la pared posterior del protocónido; de esta forma, a pesar de su desagste, se puede inferir que el metacónido no está alineado con el protocónido en un eje perpendicular al anteroposterior del molar, sino adelantado respecto de esta cúspide. El adelantamiento respecto del protocónido y su proximidad al paracónido son menores que en *Phonocdromus*

*Phonocdromus?* sp. nov. A y *Phonocdromus?* sp. nov. B; respecto a la disposición de estas cúspides, *Quirogalestes* también se diferencia de *Pichipilus* donde el paracónido y metacónido son coalescentes. Otro carácter señalado fue la menor altura del protocónido respecto de el para- y el metacónido. En este estudio se pudo contar con numerosos ejemplares de Pichipilidae, muchos en excelente estado de preservación, los cuales permitieron apreciar, dado su escaso desgaste, que el protocónido no es de menor altura que las cúspides linguales del trigónido. La menor altura del protocónido respecto de las cúspides linguales ocurre, ciertamente, con relativamente poco desgaste.

*Quirogalestes almagaucha* constituye, no solo el Pichipilidae más antiguo, sino también uno de los pocos Paucituberculata registrados en sedimentos referibles al Eoceno.

#### 1.3.1.4

#### PICHIPILIDAE indet.

Todos los materiales que se listan a continuación son demasiado fragmentarios como para realizar una determinación más aproximada que la asignación familiar. Estos materiales fueron discriminados por su procedencia temporal.

##### *Edad-mamífero Colhuehuapense*

**Materiales referidos.** MPEF-PV 4821, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4896, fragmento de m2 izquierdo; MPEF-PV 4869 m2 derecho aislado; MPEF-PV4827, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4902, rama mandibular izquierda con m3 y am4; MPEF-PV 5972, rama mandibular derecha con am2-4; Pic 1999-107, rama mandibular izquierda con am2-am4.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense. Fm. Sarmiento, Mbo. Colué-Huapí. Localidad Gran Barranca, Pcia del Chubut. Del nivel "c " gris proceden los ejemplares MPEF-PV4821 y MPEF-PV 4827, del nivel "B" el ejemplar MPEF-PV 4896 y del nivel mono este superficial los ejemplares MPEF-PV4869. Todos los materiales fueron colectados por personal del MLP-Duke.

##### *Edad-mamífero Santacrucense*

**Materiales referidos.** MACN 8461, rama mandibular derecha edéntula con los alvéolos del i2, posterior del p3 y m1-4; MACN 5722, rama mandibular izquierda con p3 completo y alvéolos del i2, ix, c-p2 y m1-4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad mamífero Santacrucense. Fm. Santa Cruz. El ejemplar MACN 8461 procede de la localidad La Cueva y el MACN 5722 de la localidad Monte Observación, ambas localidades ubicadas en la Pcia. de Santa Cruz.

**Descripción y comentarios.** El ejemplar MACN 8461 consiste en una rama mandibular derecha edéntula, con los alvéolos del i2, posterior del p3 y m1-4. Labialmente presenta dos forámenes mentonianos en igual posición que en el tipo de *P. gracilis*: uno pequeño por delante de la raíz anterior del m2 y uno de mayor tamaño a la altura de la raíz posterior del p3. A diferencia del tipo de *P. gracilis* los alvéolos son algo más grandes. La mandíbula es baja. Las proporciones de los dientes a juzgar por sus alvéolos son similares a aquellas del tipo como así también su tamaño total, por lo que este ejemplar podría ser referible a *P. gracilis*.

El ejemplar MACN 5722 fue referido por Marshall a *Phonocdromus gracilis* y consiste en una rama mandibular izquierda con p3 completo y alvéolos del i2, i?3, c-p2 y m1-4. Labialmente presenta tres forámenes mentonianos, el más anterior es de mayor tamaño y se ubica a la altura del p3, los dos posteriores mucho más pequeños ubicados a la altura de la raíz anterior del m1 entre el m1-2. Por delante del forámen mentoniano anterior se desarrolla un surco moderadamente profundo. Lingualmente el abultamiento posterior del i2 se extiende hasta el m1. La morfología del p3 es similar a la de los pichipilinos y se diferencia de la de los caenolestinos. El p3 es algo reducido en relación al m1 y en comparación con los cenolestinos, la cúspide está algo volcada lingualmente, la cresta anterior es más corta y paralela a la serie dentaria y la posterior es más larga y oblicua con el extremo posterior de ubicación labial. El talón es muy corto, el premolar es en sección algo más angosto anteriormente. En las partes confrontables, el tamaño total y las relaciones de tamaño entre los alvéolos es comparable a la del tipo de *P. gracilis* como así también al ejemplar MACN 8461. Pero la ausencia de molares hace imposible descartar la posibilidad de que se trate de *Pichipilus*, aunque no se conozca hasta ahora especies de este género para el Santacrucense que presente este tamaño pequeño.

#### Taxones basales a Palaeothentidae + Abderitidae

##### 1.3.2 *Perulestes* Goin y Candela, 2004

*Perulestes* Goin y Candela, 2004, pág. 32.

**Especie tipo.** *Perulestes cardichi* Goin y Candela 2004

**Especies incluidas.** La especie tipo.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo

**Comentarios.** Goin y Candela (2004) incluyeron en *Perulestes* dos especies: *P. cardichi* y *P. fraileyi*. *Perulestes*, sin embargo, no resultó un grupo monofilético en la filogenia realizada en el presente estudio dado que *P. cardichi* y *P. fraileyi* constituyeron una tricotomía junto con el clado (*S. mahaynaq* (*Pilchenia* (Palaeothentidae+Abderitidae))). La no monofilia de ambas especies quizás se deba al pobre conocimiento de su dentición. Por ejemplo, uno de los rasgos que surge como autapomorfía de *P. cardichi* esta relacionado a la dentición superior (presencia de cúspide parastilar en el M2) un carácter que no es comparable en *P. fraileyi*; a su vez, una autapomorfía de *P. fraileyi* relacionada a la morfología del m1 (muesca de la protocristida moderadamente desarrollada), no es comparable en *P. cardichi*. Hasta tanto no se cuente con un conocimiento más acabado de ambas especies y se resuelvan las relaciones entre ellas y el clado de paleotentoideos mencionado se optó por mantener a *Perulestes* como un género monoespecífico y, en vista de las similitudes entre la especie tipo y *P. fraileyi* (véase abajo), se resolvió referir esta última con dudas a *Perulestes* (i.e. *Perulestes?* *fraileyi*).

#### 1.3.2.a *Perulestes cardichi* Goin y Candela, 2004

*Perulestes cardichi* Goin y Candela, 2004, pág. 32.

**Tipo.** LACM 140649, un M1 derecho completo aislado.

**Hipodigma.** El tipo y LACM 140606, m2 izquierdo fragmentario (Goin y Candela, 2004, fig. 12); LACM 140604, m2 derecho fragmentario; LACM 140652, m2 derecho fragmentario; LACM 149364, m2 izquierdo aislado; LACM 140605, m3 izquierdo aislado; LACM 140599, talónido de m4 derecho; LACM 140610, m?3 izquierdo aislado; LACM 140624, fragmento de M1 izquierdo, preservando la esquina parastilar; LACM 140650, M1 derecho aislado, completo pero muy desgastado; LACM 140686, fragmento de M2 izquierdo preservando la esquina parastilar; LACM 149363, M2 izquierdo aislado; LACM 140703, M2 izquierdo aislado y muy desgastado; LACM 140613, M4 derecho aislado completo (Goin y Candela, 2004, figs. 11C–D); LACM 140618, M4 derecho fragmentario y LACM 140614, M4 izquierdo fragmentario.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno Tardío.?Formación Yahuarango. Localidad de Santa Rosa, Perú. Para más detalles sobre la procedencia estratigráfica y cronológica véase Campbell *et al.* (2004) y Goin y Candela (2004).

**Diagnosis revisada.** *P. cardichi* se diferencia de los restantes Paucituberculata por la siguiente combinación de caracteres: (1) presencia de cúspide parastilar en el M2, (2) metacónulo más alto que el protocono, (3) paracónido del m2 muy reducido y (4) cíngulos anterobasales de los molares inferiores cortos.

**Comentarios.** De los materiales que fueron originalmente incluidos en el hipodigma de *P. cardichi* aquí se consideró que el LACM 140603 no es referible a esta especie sino que constituye un ?Abderitidae (véase más adelante).

*Perulestes* fue originalmente referido a los Caenolestidae y su diagnosis entonces fue construida en relación a los restantes miembros de esta familia (incluyendo en ella a los Caenolestinae y Pichipilinae). De esta manera, se consideraron diagnósticos por ejemplo, el tener metacónidos menos desplazados anteriormente y cíngulos anterobasales de los molares inferiores más cortos y estrechos que en los restantes miembros de la familia; en este trabajo se considera que esas características carecen de valor diagnóstico en el nuevo contexto de relaciones de *Perulestes*. Otros caracteres de la diagnosis original no resultan, de acuerdo al conocimiento actual de los Paucituberculata, propios de *Perulestes*, por ejemplo, la presencia de paracono y la ubicación del metacono apareado a la StC+D. Gracias al incremento en cantidad y calidad de preservación de restos de paucituberculados extintos, se puede determinar ahora que dichos rasgos no están solamente presentes en *Perulestes*, aún si sólo se consideran a los cenoléstidos y pichipílidos. El paracono está presente en una gran cantidad de paucituberculatas (véase descripción del carácter 59) y el metacono parareado a la StC+D ocurre también en *Stilotherium*, *Pilchenia* y los Abderitidae. El hecho de que el paracono generalmente esté sumamente reducido implica que su presencia pueda ser constatada sólo en especímenes con escaso desgaste, situación que suele ser excepcional. De acuerdo a lo observado, el grado de reducción y de coalescencia del paracono respecto de la StB es, en *P. cardichi*, comparable al de *P. riggsi* y *Pilchenia*.

En esta revisión se demostró que *P. cardichi* es un paleotentoideo más cercanamente emparentado con los paleoténtidos y abderítidos que con los Pichipilidae, por lo tanto, la diagnosis actual fue construida en el contexto del clado que conforma junto a *P.?* *fraileyi*, *S. mahaynaq*, *Pilchenia*, paleoténtidos y abderítidos. En la diagnosis revisada que se brinda, el primer carácter es autapomófico y los restantes son plesiomórficos. Los caracteres segundo y tercero son sinapomorfias del clado que tiene a *P. cardichi* como taxón basal y el tercero es una plesiomorfia sólo presente en *P. cardichi* y *P.?* *fraileyi*. El agrupamiento de *P. cardichi* con los paleotentoideos no pichipílidos se basa en la gran reducción del paracónido respecto del metacónido en los m2-3 y por la gran altura del metacónulo respecto del protocono en los M1-2. El muy reducido paracónido en relación al metacónido es un carácter también presente en *Sasawatsu*, *Pilchenia*, varias especies de abderítidos y en sólo dos palaeothentidos, *T. rothi* y *T. pinturinus*; en los Pichipilidae el paracónido puede ser subigual al metacónido (*Pichipilus*) o estar moderadamente reducido (*Phonocdromus*), en los restantes paleotentoideos, el paracónido está ausente; la distribución de este carácter sugiere que en este clado

ocurrió un proceso de reducción del paracónido hasta su total desaparición (e.g. *Palaeothentes*, *Acdestis*, *Abderites meridionalis*). De los caracteres diagnósticos mencionados el primero corresponde a la diagnosis original. Entre todas las especies de Paucituberculata la combinación de estos caracteres está solamente presente en *P. cardichi*.

Aquí se concuerda con Goin y Candela (2004) en que *Perulestes* presenta una morfología intermedia entre la de los pichipílidos, por un lado, y la de los paleoténtidos y abderítidos, por el otro; esto es así debido a que algunos estados de carácter plesiomorfos asemejan a *P. cardichi* con los Pichipilidae (e.g., adelantamiento del metacónido en relación al protocónido en los m2-3, presencia de cíngulos desarrollados) y algunos rasgos derivados (los mencionados caracteres 2 y 3) lo asemejan a paleoténtidos y abderítidos. También se esta en general de acuerdo con dichos autores en la descripción de los materiales referidos a *P. cardichi*. Sin embargo, no se comparte ciertas observaciones sobre algunas estructuras tales como la preprotocrístida, postparacrístida e hipoconúlido. Los autores señalan que la preprotocrístida del m2 no apunta hacia el paracónido sino que se extiende anteriormente hasta unirse con el cíngulo anterobasal. Aquí se interpreta que la preprotocrístida está desgastada en su extremo más anterior por lo que no se observa su unión con la postparacrístida. De hecho los autores distinguen, en el LACM 140606, la presencia de una “?postparacrístida” casi en contacto con la preprotocrístida. La preprotocrístida en el m2 no apunta hacia el paracónido ya que es más bien paralela al eje anteroposterior del molar y forma un ángulo casi recto con la postparacrístida que es perpendicular a dicho eje; ambas crístidas se unen en la esquina anterolabial del molar (claramente visible en el LACM 149364) y en su unión también confluye el extremo más anterior del cíngulo anterobasal. Una disposición semejante puede observarse por ejemplo en *Phonocdromus*. La descripción de la orientación de las crístidas del trigónido es importante ya que fue considerado como carácter en la filogenia que se presenta en este trabajo. Una interpretación distinta de la morfología de los molares inferiores ocurre también con el tamaño del hipoconúlido (Carácter 46 de este análisis). Aquí no se coincide con dichos autores en que el hipoconúlido sea diminuto sino que, en el contexto de los Paucituberculata, es de tamaño moderado; al contrario, un hipoconúlido diminuto, prácticamente no diferenciable en su unión con la postcrístida, está presente en los Caenolestidae.

### 1.3.2.b

*Perulestes? fraileyi* Goin y Candela, 2004

*Perulestes fraileyi* Goin y Candela, 2004, pág. 36.

**Tipo.** LACM 140651, M?1 derecho incompleto, con ausencia de la mitad anterior y parte de la repisa estilar.



**Hipodigma.** El tipo y LACM 140622, m1 derecho fragmentario (Goin y Candela, 2004, fig. 14A); LACM 140600, m1 derecho fragmentario; LACM 140653, derecho m?1 derecho fragmentario (Goin y Candela, 2004, fig. 14B); LACM 144511, m2 izquierdo aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno Tardío. Formación Yahuarango. Santa Rosa, Perú. Para más detalles sobre la procedencia estratigráfica y cronológica véase Campbell *et al.* (2004) y Goin y Candela (2004).

**Comentarios.** Cuando *Perulestes? fraileyi* fue dado a conocer se incluyó en su hipodigma al LACM 144514 como un M1 derecho aislado (Goin y Candela, 2004:36); pero más adelante, en el mismo trabajo (Goin y Candela, 2004:36) los autores señalaron que el único molar superior conocido para ella era el ejemplar tipo. En esta revisión no se pudo contar, para su estudio, con el LACM 144514, por lo que tampoco se pudo confirmar si efectivamente existe o no otro molar superior, además del tipo, referible a *P. cardichi*. En relación al hipodigma original aquí se reconoció, además, que el ejemplar tipo y el LACM 144511, a diferencia de lo interpretado por Goin y Candela, ocupan *loci* distintos; el ejemplar tipo, LACM 140651, se interpretó aquí como un fragmento de un M1 o M2, más que de un M4, y el LACM 144511, como un m2 en vez de un m3.

Estas conclusiones surgieron a partir de la comparación de dichos ejemplares con los referidos a *P. cardichi*, una especie afín a *Perulestes? fraileyi* y, además, mucho más completa. A partir de la contrastación del LACM 140651 con los molares superiores de *P. cardichi* surgió que, dado el tamaño y el grado de separación del metacono respecto de la StC+D, este molar podría corresponder más bien a un M1 o M2 que a un M4; en los M1-2 de *P. cardichi* el metacono es parcialmente coalescente con la StC+D mientras que en el M4 ambas cúspides son prácticamente indiferenciables (LACM 140613). Además, por el tamaño del metacónulo en relación al metacono, el LACM 140651 podría corresponderse más bien con un M2 que con un M1; en *P. cardichi* el metacónulo del M2 es proporcionalmente más pequeño que en el M1. Si se tiene en cuenta el tamaño total entonces el LACM 140651 se correspondería más bien con un M1. De acuerdo a la amplitud labiolingual de la cuenca del trígono es posible inferir aproximadamente las dimensiones labiolinguales del hipocónido que ocluye en ella; por lo que se puede apreciar a partir de la porción de la cuenca del trígono que se ha conservado del molar en cuestión, la cuenca era bastante amplia en sentido labiolingual por lo que el hipocónido que ocluía allí habría sido bien saliente. De los molares inferiores de *Perulestes? fraileyi* el molar que más se ajusta en oclusión al LACM 140651 sería el LACM 144511 aquí referido a un m2.

El LACM 144511 fue en principio asignado a un m3; sin embargo de la comparación con los molares inferiores de *P. cardichi* se puede concluir que el LACM 144511 se ajusta más a la morfología de un m2: la separación relativa de los para- y metacónido, el adelantamiento relativo del metacónido, el grado de desarrollo de la cresta posterior del metacónido y el tamaño y posición relativa del paracónido son en el LACM 144511 comparables a los LACM 140606, LACM 140604,

LACM 140652 y LACM 149364, todos m2. Además, el tamaño del LACM 144511 no impide que se trate de un segundo molar, ya que, como lo señalaron Goin y Candela (2004) los m2-3 de *P. cardichi* son de tamaño subigual, situación que también podría darse con los m2-3 de *Perulestes? fraileyi*.

De la dentición de *Perulestes? fraileyi* es interesante resaltar la morfología del m1; en muchos rasgos este molar es similar al m1 de los Pichipilidae: metacónido del m1 no retrasado respecto del protocónido, ausencia de cresta anterior del trigónido del m1 y extremo distal de la crístida oblicua del m1 dirigido hacia la base del protocónido. En los restantes paleotentoideos en cambio el trigónido sufre notables cambios asociados a una posición más retrasada del metacónido y a la unión de la crístida oblicua al metacónido. Es así que, en el contexto del clado que conforma con los restantes paleotentoideos no Pichipilidae la morfología del m1 resulta primitiva.

El único rasgo autapomórfico de *Perulestes? fraileyi* es la profundidad moderada de la muesca de la protocristida del m1; en los restantes Paucituberculata es profunda (e.g. Pichipilidae) o está poco desarrollada. En las piezas dentarias que pueden ser confrontadas con *P. cardichi*, *Perulestes? fraileyi* muestra una total identidad, diferenciándose sólo por su mayor tamaño y otras diferencias menores como el tamaño proporcional algo mayor del hipoconúlido. En la descripción del trigónido del LACM 144511 Goin y Candela (2004) señalaron que la preprotocrístida y la postparacrístida formaban un ángulo recto, así como se interpreta aquí que es la morfología del trigónido del diente homólogo en *P. cardichi*. Entre las diferencias mencionadas con *P. cardichi*, también incluyeron la posición más retrasada del metacono respecto de la StC+D; considerando que el holotipo constituye efectivamente un M1 o M2 entonces el metacono podría no estar particularmente retrasado respecto de la StC+D, sin embargo de dicha estilar sólo se conservó parcialmente su cara lingual, por lo que no se puede evaluar exactamente cual fue su extensión anteroposterior, por ende, si el metacono estuvo o no más retrasado en comparación con los M1 o M2 de *P. cardichi*.

Parece probable que un mayor conocimiento de *Perulestes? fraileyi* y *P. cardichi* revele su condición de grupos hermanos y justifique la asignación de *Perulestes? fraileyi* a *Perulestes*, pero como se explicó más arriba y en virtud de los recientes resultados filogenéticos, se decidió mantener dudas acerca de la asignación genérica la especie *fraileyi*. Esta incerteza fue expresada utilizando nomenclatura abierta de forma que se la refiere como *Perulestes? fraileyi*.

*Sasawatsu* Goin y Candela, 2004

*Sasawatsu* Goin y Candela, 2004, pág. 38.

**Especie tipo.** *Sasawatsu mahaynaq* Goin y Candela, 2004.

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

**Comentarios.** Véanse los comentarios sobre la especie tipo.

### 1.3.3 *Sasawatsu mahaynaq* Goin y Candela, 2004

*Sasawatsu mahaynaq* Goin y Candela, 2004, pág. 38.

**Tipo.** LACM 140668, M3 derecho completo aislado.

**Hipodigma.** El tipo y los LACM 149366, M3 derecho aislado; LACM 140695, porción distal de i2 derecho; LACM 140607, fragmento de rama mandibular con porción intralveolar del i2, m2 completo, y alvéolos de los p2-m1 y m3-4; LACM 140611, m2 izquierdo completo aislado (Goin y Candela, 2004, fig. 16); LACM 140646, m?2 derecho fragmentario y LACM 140647, molar superior ?derecho (M?4 ), (Goin y Candela, 2004, fig. 15B).

**Material tentativamente referido.** LACM 149365, derecho m?2.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno Tardío.?Formación Yahuarango. Localidad de Santa Rosa, Perú. Para más detalles sobre la procedencia estratigráfica y cronológica véase Campbell *et al.* (2004) y Goin y Candela (2004).

**Diagnosis revisada.** *S. mahaynaq* se diferencia de los restantes Paucituberculata por la siguiente combinación de caracteres: (1) paracónido del m2 muy reducido, (2) coronas basalmente anchas, (3) cíngulos anterobasales vestigiales, (4) hipocónido moderadamente desarrollado y saliente, (5) hipoconúlido moderadamente desarrollado y no comprimido y (6) presencia de perikamatas.

**Comentarios.** De los materiales originalmente asignados a esta especie en este estudio se interpretó que el LACM 144509, referido por Goin y Candela (2004) como m4, es un molar inferior de un Abderitidae indet. (véase más abajo).

En la diagnosis revisada se conservó, de los rasgos diagnósticos originales, el carácter muy reducido del paracónido del m2; como se detalló en los comentarios de *P. cardichi* la gran reducción del paracónido del m2 es un rasgo primitivo para los paleotentoideos no Pichipilidae. La gran reducción del paracónido del m2 también ocurre en *Perulestes*, *Pilchenia*, *T. rothi* y algunos abderítidos. El segundo y tercer carácter son rasgos derivados compartidos por *S. mahaynaq*, *Pilchenia*

paleoténtidos y abderítidos; el cuarto es un rasgo plesiomorfo que la distingue de *Pilchenia*, *Palaeothentidae* y *Abderitidae* y el quinto es un rasgo también plesiomorfo que la diferencia de estas dos últimas familias. Otro rasgo diagnóstico mencionado originalmente fue la presencia de un paracono reducido, pero, como se detalló en los comentarios sobre *P. cardichi*, es un rasgo que actualmente se sabe es generalizado para los *Paucituberculata*.

*S. mahaynaq* es una de las especies de *paucituberculados* de las que se conoce la porción mandibular más anterior (*i.e.*, la que incluye al incisivo hipertrofiado y a los inmediatos dientes vestigiales posteriores), aunque, como lo señalaron Goin y Candela (2004), los alvéolos por delante de los correspondientes al m1, están pobremente preservados. Si se asume que no hay alvéolos faltantes entre los del m1 y el i2, y si el p3 fue birradiculado pero no así los p1-2, entonces la fórmula antemolar en *S. mahaynaq* habría contado con cinco dientes antemolares. Este número reducido de dientes por delante del m1 sólo está presente, entre los *Paucituberculata*, en algunos especímenes referidos a *Acdestis owenii* y *Acdestis spegazzinii*. Si, en cambio, todos los dientes hubieran sido unirradicados, entonces, la fórmula antemolar hubiera contado con seis dientes antemolares, de igual forma que ocurre en los *Abderitidae* y en la mayoría de los *Palaeothentidae*.

En la descripción de los m2-3 realizada por Goin y Candela (2004) se mencionó la presencia de surcos en la cara interna del entocónido (*i.e.*, la que forma el límite labial de la cuenca del talónido). Como se expresó previamente (capítulo V, 1.3, caracteres 36 a 38), aquí se interpretó que estos surcos constituyen el límite entre el entocónido y las entocrístida (surco anterior) y postentocrístida (surco posterior); así lo que fue señalado en el fig. 16 a de dicho trabajo constituye, según esta nueva interpretación, la postentocrístida y no el hipoconúlido.

*Sasawatsu* fue considerado un *Paucituberculata* altamente derivado y, según la fórmula antemolar que se propuso (i2, c1, p2, m4), posiblemente un miembro de los *Abderitidae* o *Palaeothentidae* (Goin y Candela, 2004). Aquí se considera que establecer la fórmula antemolar en los *Paucituberculata* es altamente especulativo, sin embargo la reducción existente en la dentición antemolar de *Sasawatsu* sería más acorde con el número de dientes antemolares conocidos para paleoténtidos y abderítidos que para cualquier otro *Paucituberculata*. Cabe aclarar que es poco lo que se conoce de la dentición antemolar de numerosas especies de *Paucituberculata*, por lo que el número de dientes antemolares no resulta un rasgo muy informativo en cuanto a las relaciones de parentesco entre los miembros del orden (véase carácter 5 de esta filogenia). En cambio, otros caracteres sí señalan una cercanía filogenética de *S. mahaynaq* con estas familias, ellos son los caracteres 1 y 2 de la presente diagnosis: las coronas basalmente anchas son un rasgo común a *Pilchenia* (excepto *P. lucina*), todos lo abderítidos y entre los *Palaeothentidae* solo ausente en los paleoténtidos (excepto *P. aratae* y *P. lemoinei*) y *T. rothi*; la presencia de cíngulos vestigiales es un rasgo que no revirtió en ningún miembro del clado que tiene a *Sasawatsu* como taxón basal.

Finalmente, cabe destacar una característica del esmalte de *S. mahaynaq* que es la presencia de perikamatas; como fue notado por Goin y Candela (2004) éste es un rasgo común entre los primates, pero desconocido entre los *Paucituberculata* y en general en los marsupiales. Dado el carácter único de

esta carácter entre los miembros del orden, aquí fue conservado como rasgo diagnóstico de *S mahaynaq*.

#### 1.3.4

*Pilchenia* Ameghino, 1903

*Pilchenia* Ameghino, 1903, pág. 128; 1904b, pág. 259; 1906, pags. 472 y 476; Loomis, 1914, pág. 222; Bown y Fleagle, 1993, pág. 47.

*Palaeothentes* Patterson y Marshall, 1978, pág. 82; Marshall, 1980, pág. 77.

**Especie tipo.** *Pilchenia lucina* Ameghino, 1903.

**Especies incluidas.** La especie tipo, *P. boliviensis*, *P. antiqua* y *P. intermedia*.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno, América del Sur.

**Diagnosis.** *Pilchenia* se diferencia de los restantes géneros del orden por la siguiente combinación de caracteres: (1) hipocónido moderadamente desarrollado y poco saliente, (2) presencia de una cresta anterolingual en el p3, (3) paracónido del m1 moderadamente desarrollado, (4) cresta anterior del m1 robusta, (5) protocristida del m1 muy estrecha, (6) metacónulo del M1 moderadamente desarrollado, (7) metacono moderadamente reducido y coalescente con la StC+D y (8) metacono apareado con con la StC+D.

**Comentarios.** *Pilchenia* fue creado por Ameghino para incluir dos especies: *P. lucina* y *P. lobata* (= *P. lemoinei*). Estas especies fueron diagnosticadas en 1904, pero Ameghino las había figurado en una publicación anterior (Ameghino, 1903, figs. 49 y 50) por lo que el año de la autoría del género y especie corresponde a 1903. En ese primer trabajo, Ameghino señalaba que *P. lucina* era conocida sólo por muelas sueltas y trozos de mandíbulas provenientes del Cretáceo más superior, “Pyrotheriense” (actualmente niveles deseádenses del Oligoceno) de Patagonia; según este autor, las muelas poco diferían de aquellas de *Acaremys* y *Sciamys* (Rodentia) y los rasgos que permitían diferenciarlas de ellos se encontraban en el lóbulo anterior (=trigónido). Sobre *P. lobata* solamente hizo mención a su tamaño mayor y menor antigüedad respecto de *P. lucina*.

Ameghino (1904b y 1906) había considerado a *Pilchenia* un miembro de los Epanorthidae (=Palaeothentidae). La inclusión de *Pilchenia* entre los Palaeothentidae también fue seguida por distintos autores posteriores a Ameghino quienes, además, consideraron al género monoespecífico y a *P. lobata* un sinónimo junior de *P. lemoinei* (Marshall, 1980; Bown y Fleagle, 1993). Excepto por la sinonimia de *P. lobata* y *P. lemoinei*, en este trabajo se llegó a conclusiones sistemáticas y taxonómicas distintas. Por un lado, se incluyeron en *Pilchenia* nuevas especies, por el otro, el género

fue reconocido como un taxón basal a Palaeothentidae y Abderitidae. Actualmente, y como resultado de la filogenia que se presenta, se incluyen en *Pilchenia* a la especie tipo, *P. intermedia*, *P. antiqua* y *P. boliviensis*. *P. intermedia* y *P. antiqua* fueron dadas a conocer recientemente (Goin *et al.*, MS-b-), mientras que *P. boliviensis*, había sido referida previamente a *Palaeothentes* (e.g., Bown y Fleagle, 1993).

Estas conclusiones resultaron, en parte, una consecuencia del mayor conocimiento que se tiene actualmente de la morfología dentaria de la especie tipo y de *P. boliviensis*. Durante el estudio de colecciones nuevas y antiguas se identificaron ejemplares sumamente completos que fueron referidos aquí a *P. lucina* y a *P. boliviensis*; éstos consisten en un resto maxilar con premolares y molares asignado a *P. lucina* y un resto craneano, que cuenta con buena parte de la dentición superior e inferior, asignado a *P. boliviensis*.

Como se desprende de lo dicho por Ameghino (1903) *P. lucina* era conocida por varios ejemplares. Sin embargo, en los trabajos posteriores a los de Ameghino, sólo se hizo mención, de las antiguas colecciones, al ejemplar tipo de *P. lucina*. El hipodigma de la especie se incrementó cuando Loomis (1914) dio a conocer un nuevo resto referible a esta especie. Este ejemplar, un fragmento mandibular relativamente completo, permitió un mayor conocimiento de la morfología dentaria de *P. lucina* y también constituyó la base de una nueva diagnosis genérica. Entre los rasgos diagnósticos de *Pilchenia*, mencionados por Loomis (1914), se contó la presencia de cíngulos posteriores en los pm 4-m2 (=m1-3 de este trabajo); dichos cíngulos corresponden, en la actual interpretación de esas estructuras, a los hipoconúlidos. Los hipoconúlidos en *P. lucina* se encuentran comprimidos dorsoventralmente y ubicados en la cara posterior de los m2-3, por detrás de la postentocrístida y posterístida; la unión de estas dos crístidas sumada a la morfología de los hipoconúlidos produce que los hipoconúlidos semejen cíngulos posteriores. La forma de estas estructuras de la mitad posterior del talónido son, en los aspectos señalados, igual a la de los grupos más derivados de paleotentoideos: Abderitidae y Palaeothentidae; sin embargo a diferencia de los Palaeothentidae los hipoconúlidos se encuentran más expandidos posteriormente y a diferencia de los Abderitidae, los hipoconúlidos son menos anchos. En relación a la morfología del m1, Loomis (1914: 222) había señalado que “...Premolar 4 is an enlarged sectorial tooth, the anterior part consisting of two cusps, closely set near the median line, with an incipient cusp on the inner face of the large anterior cusp...”; es probable que la cúspide interna a la que hacía alusión Loomis se tratase del paracónido; no obstante, caben ciertas dudas en relación a lo que fue considerado labial y lingual ya que en la descripción del talónido Loomis mencionó la presencia de dos cúspides externas, cuando sólo existe labialmente una, el hipocónido. De todas formas, Loomis ya había notado la presencia de dos cúspides, una de ellas incipiente, en la mitad anterior del trigónido; éstas se interpretan aquí como la cresta anterior del trigónido (la labial) y el paracónido (la lingual).

La validez del género fue mantenida por Marshall y Pascual (1977) pero más adelante Patterson y Marshall (1978) y Marshall (1980) consideraron a *Pilchenia* un sinónimo *junior* de *Palaeothentes*. Bown y Fleagle (1993) revalidaron a *Pilchenia* y diagnosticaron al género, entre otros

caracteres, por presentar una “atenuación” posterior del valle que separa a las mitades del paracónido gemelo, metacónido gemelo, entocónido gemelo y esmalte “crenulado”. En cuanto a la morfología del trigónido del m1 la mencionada “atenuación” del valle que separa a las mitades del paracónido es interpretada aquí como la separación entre el paracónido y la cresta anterior del trigónido; los autores señalaron, además, como rasgo propio de *Pilchenia* la separación profunda de ambas estructuras (Bown y Fleagle, 1993: 47). Esta apreciación puede deberse al mayor tamaño relativo del paracónido y cresta anterior en las especies de *Pilchenia*. En este trabajo se consideró que el paracónido es de desarrollo moderado pero, en el contexto de los paleotentoideos, grande. Cuando se compara a *P. lucina*, *P. antiqua* o *P. boliviensis* con los Palaeothentidae el paracónido es mucho más robusto. Del mismo modo la cresta anterior del trigónido del m1 está mucho más desarrollada en las especies de *Pilchenia* que en los paleoténtidos, con la sola excepción de *P. marshalli* que también presenta una cresta anterior prominente. Un detalle a resaltar, en relación a la morfología del trigónido del m1 del tipo de *P. lucina*, es que puede verse como la cresta anterior no alcanza a la paracristida en la superficie oclusal del molar, presentando una extensión y posición comparables a las del extremo distal del cíngulo anterobasal de otros Paucituberculata. Esta morfología es sugerente en cuanto a la homología de la cresta anterior por lo que se sugirió que la cresta anterior podría corresponderse con el extremo distal del cíngulo anterobasal (capítulo capítulo V, 1.3, carácter 18). En cuanto al metacónido gemelo mencionado por Bown y Fleagle (1993) en este estudio no se ha observado ninguna cúspide, entre el metacónido y el protocónido, que permita interpretar la existencia de “metacónidos gemelos”. El metacónido se une al protocónido por una protocristida que, en el contacto con el metacónido, es algo paralela al eje anteroposterior del molar; esta morfología es similar a la que Bown y Fleagle denominaron trigónido tipo 1, la porción de protocristida paralela al eje anteroposterior fue denominada por estos autores como “spur” de la protocristida. Sin embargo, a *P. lucina* le fue adjudicado un trigónido de tipo 4 (véase capítulo V, 1.3, discusión del carácter 21) el cual carecería de spur y presentaría metacónidos gemelos, pero, como se señaló más arriba, aquí no se reconoció la presencia de metacónidos gemelos. En los talónidos de los m2-3, Bown y Fleagle (1993) señalaron la presencia de entocónidos gemelos; si bien los autores no hicieron una descripción de estas estructuras, en este trabajo se interpretó que hicieron referencia a lo que aquí se considera entocónido y entocristida. Ambas estructuras están parcialmente preservadas en el m2 y ausentes en el m3, debido a la rotura de la esquina posterolingual del molar. Del mismo modo que en el carácter anterior, los autores no hicieron una descripción de lo que señalaron como “esmalte crenulado”, por lo que esa característica no pudo ser evaluada en esta revisión.

En la diagnosis presentada aquí el primer carácter es un rasgo derivado compartido por *Pilchenia*, los Palaeothentidae y Abderitidae (excepto *Pitheculites*). Los otros dos caracteres son autapomorfías del género. La cresta anterolingual del p3 (carácter 2) se origina en la cúspide principal del p3 y recorre la corona prácticamente hasta la base; una cresta con igual disposición ocurre independientemente en el p3 de *Parabderites* (ver fig. 10 F). El desarrollo moderado del paracónido del m1 (carácter 3) también ocurre en *C. chubutensis*. El paracónido del m1 es, en todos los

Paucituberculata, de menor tamaño que el metacónido, pero en *Pilchenia* y *C. chubutensis* es una cúspide robusta que prácticamente iguala en tamaño al metacónido. El cuarto carácter es una sinapomorfia ambigua para el clado *Pilchenia* debido a que el carácter no es comparable en taxones basales a él; la cresta anterior del m1 robusta también está presente en el paleoténtido *P. marshalli*. El quinto carácter está presente sólo en *P. boliviensis*, *P. lucina* y en el Paucituberculata basal *Riolestes capricornicus*; en *P. antiqua* la protocristida está sumamente gastada por lo que su ancho es difícil de precisar, sin embargo, es probable que también haya sido estrecha dado que, a juzgar por las partes preservadas del protocónido y metacónido, estas cúspides estuvieron ubicadas próximas en sentido labiolingual. El tamaño del metacónulo (carácter 6) es de polaridad incierta dado que el metacónulo del M1 fue un carácter relativamente poco comparable entre las especies analizadas aquí; entre los paleotentoideos, un metacónulo de tamaño moderado está presente en los Pichipilidae, *P. lucina*, *P. intermedia* y *P. antiqua* (en *P. boliviensis* el estado de carácter no es comparable). El grado de reducción y la disposición de el para- y el metacono respecto de las estilares son primitivos en el contexto de los Palaeothentoidea; la reducción del paracono es comparable a la presente en *P. cardichi*, *Phonocdromus?* sp. nov. A y *P. riggsi* mientras que la reducción del metacono lo es con esas mismas especies más *Phonocdromus?* sp. nov. B y *P. centinelus*. En cuanto a la posición del metacono respecto de la StC+D, en *Pilchenia* el metacono está apareado con la StC+D, un estado que es plesiomorfo para los paleotentoideos; el estado derivado (*i.e.* metacono ubicado en la mitad anterior de la StC+D) está presente en los Palaeothentidae y Pichipilidae. El quinto carácter fue mencionado previamente por Bown y Fleagle (1993) y el octavo, por Goin *et al.* (MS-a-).

*Pilchenia* resultó en la filogenia que aquí se presenta un taxón más derivado que “*Perulestes*” y *Sasawatsu* y grupo hermano de Palaeothentidae + Abderitidae. Varios rasgos derivados diferencian a *Pilchenia* de *Perulestes* y *Sasawatsu*. En comparación con *Perulestes* la estructura del m1 de *Pilchenia* ya muestra las características propias del clado que conforma con paleoténtidos y abderítidos: metacónido retrasado en relación al protocónido, presencia de cresta anterior del trigónido y cristida oblicua unida al metacónido. En la morfología general de los m2-3, la escasa saliencia de los hipocónidos constituye un rasgo derivado respecto de *Perulestes* y *Sasawatsu*. La morfología de los molares superiores *Pilchenia* es más derivada que en los géneros arriba mencionados, debido al tamaño más reducido del metacónulo y al tamaño algo menor de los para- y metacono.

En relación a los paleoténtidos y abderítidos, todas las especies de *Pilchenia*, excepto *P. lucina* se caracterizan por presentar hipoconúlidos no comprimidos dorsoventralmente y postentocrístida no unida a la postcrístida; en estos rasgos y en la retención del paracónido en los m2-3, los molares inferiores de *Pilchenia* son primitivos respecto de los de los Palaeothentidae y Abderitidae. En particular en comparación con los de esta última familia, los molares de *Pilchenia* son plesiomorfos, dada la ausencia de lofos y de las fuertes modificaciones relacionadas a la adquisición de una morfología plagiaulacoidea. Sin embargo, el p3 de *Pilchenia* se asemeja en varios aspectos al p3 de *Parabderites*; al igual que en este género el p3 de *Pilchenia* presenta una cresta anterolingual y crestas posteriores fuertes (aunque las crestas posteriores están aún más desarrolladas en *Parabderites*).



*Pilchenia* como la mayoría de los abderítidos retiene el paracónido del m2, además comparte con esta familia la orientación primitiva de la postparacrístida del m2 (*i.e.*, perpendicular el eje anteroposterior del molar). A diferencia de los Abderitidae (excepto *P. minimus*), el paracono de los M1-3 está presente. El metacono, por su parte, está presente del mismo modo que en *P. bicrispatus* y *P. minimus* aunque mucho más desarrollado; al igual que en estos abderítidos, el metacono se ubica apareado con la StC+D, y no adelantado respecto de esta estilar como ocurre en los paleoténtidos.

#### 1.3.4.a

*Pilchenia lucina* Ameghino, 1903

Lám 8, figs. A-C

*Pilchenia lucina* Ameghino, 1903, pág. 128, fig. 49; Bown y Fleagle, 1993, pág. 47.

*Palaeothentes lucina* Patterson y Marshall, 1978, pág. 82, fig. 18; Marshall, 1980, pág. 77, fig. 24.

**Tipo.** MACN 52-371, m3 aislado.

**Hipodigma.** El tipo y los AC 3110, una rama mandibular izquierda con p3-m4 (Lám 8, figs. A-B, D) y MPEF-PV 5768, un maxilar derecho con P2-M4 completos (Lám 8, fig. C).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Tardío, Edad-mamífero Deseadense, Fm. Sarmiento. Localidad Cabeza Blanca, Pcia. del Chubut, Argentina. Según las publicaciones de Ameghino (1903 y 1904b) la procedencia del material tipo es el “Crétaceo más superior de Patagonia, Pirotheriense”; en el catálogo del MACN figura como procedencia “Colhué-Huapí, Barranca S”; los mismos datos de procedencia que figuran actualmente en el catálogo del MACN fueron señalados por Marshall y Pascual (1977); por otro lado Patterson y Marshall (1978) y Marshall (1980) sostuvieron que la localidad de origen del MACN 52-371 probablemente corresponda a Cabeza Blanca. El AC 3110 y el MPEF-PV 5768 provienen con seguridad de la localidad Cabeza Blanca. El AC 3110 fue colectado por Loomis en 1914 y el MPEF-PV 5768 por personal del MLP-Duke.

**Medidas.** Tablas 15 y 16.

**Diagnosis.** *Pilchenia lucina* se diferencia de las restantes especies del género por la presencia de los siguientes caracteres: (1) coalescencia de para- y metacónido de los m2-3, (2) m2-3 con escasa diferencia de ancho entre las cúspides y la base de las coronas, (3) hipoconúlido moderadamente desarrollado y comprimido dorsoventralmente (4) presencia de una cúspide de la cresta premetaconular y (4) extremo distal de la crístida oblicua del m2 labial a la muesca de la protocrístida.

**Descripción y comentarios sobre el nuevo material.** El ejemplar MPEF-PV 5768 constituye un maxilar que ha preservado, en muy buen estado, gran parte de su dentición. El P2 es birradiculado, presenta la raíz posterior de tamaño mucho mayor que la anterior, es de sección triangular y su mitad posterior se encuentra fuertemente ensanchada. Presenta una cúspide principal de posición media y una pequeña cúspide anterior. El P3 es grande y de tamaño comparable, entre los *Palaeothentidae*, al de *P. minutus*. Anteriormente existe una pequeña cúspide; la cúspide principal presenta poco desgaste lo que permite apreciar la existencia de diferencias de grosor del esmalte entre la cara labial (más gruesa) y parte de la cara lingual (más fina). En la cara lingual el esmalte se encuentra adelgazado en gran parte de la porción posterior, mientras que, en la mitad anterior, el esmalte es más grueso. Otro rasgo de la cara lingual del P3 es la presencia de una cresta que la recorre verticalmente en su mitad anterior. Las crestas posterior y anterior de la cúspide central son de largo moderado comparable a la relación de largos existente en *Palaeothentes*. En *Acdestis*, por el contrario, la relación en el largo de las crestas es distinto, siendo la cresta posterior proporcionalmente más larga que la anterior. El P3 es moderadamente ancho en su mitad posterior comparable al ancho de los P3 de algunas especies de *Palaeothentes* (e.g., *P. aratae*) y sin alcanzar el grado de anchura existente en la porción media del P3 de *Acdestis*.

La serie molar presenta un gradiente de reducción, desde el M1 al M4, poco marcado en comparación con las restantes especies del género. Esto es concomitante con el gradiente, igualmente poco marcado, de la dentición inferior. En los M1-3 se producen, en mayor o menor grado, engrosamientos de algunas crestas llegando en el caso de la cresta premetaconular al desarrollo de una neocúspide, denominada aquí cúspide premetaconular. Estos engrosamientos se presentan en las preprotocrista, postprotocrista, cresta premetaconular y cíngulo anterior del M1. En los M1-2 se ubica cerca del contacto con el metacono la neocúspide mencionada. Esta cúspide premetaconular se encuentra bien desarrollada en el M1 y es proporcionalmente más pequeña en el M2. El cíngulo anterior del M1 tiene la forma de un pequeño zócalo, es corto, ancho y su extremo lingual presenta un aspecto cuspidado. Además de la cúspide premetaconular, otras cúspides accesorias, pero mucho más pequeñas, se encuentran en las caras linguales del protocono y metacónulo del M1. El M1 tiene el protocono bien saliente. Además, sus caras anterior y posterior forman un ángulo recto, no obtuso como ocurre, por ejemplo, en *Palaeothentes* y *Acdestis*; esto produce que, en comparación con estos géneros, el protocono en *Pilchenia* sea más corto en sentido antero-posterior. La cara anterior del M1 es mucho más ancha que la posterior. El metacónulo presenta un desarrollo en superficie menor que el de paleoténtidos y abderítidos. Los para- y metacono son cúspides diferenciables que se encuentran adosadas a las caras linguales de las StB y StC+D respectivamente. El paracono es más pequeño que el metacono, aproximadamente de la mitad de su tamaño, y se ubica en la base de la StB por delante del extremo labial de la preprotocrista y por detrás del extremo lingual del cíngulo anterior. Es de sección algo ovalada y no tiene claramente marcadas las preparacrista y postparacrista. El metacono tiene su ápice roto y se encuentra algo comprimido labiolingualmente. La postmetacrista no es notoria pero sí lo es la premetacrista, la cual se extiende de forma recta hacia la base de la StC+D hasta un punto

ubicado por debajo de la unión de la cresta anterior de la StC+D y posterior de la StB. Las cúspides estilares son desiguales en cuanto a su largo y ancho, siendo la StB mucho más larga y ancha que la StC+D. La cúspide de la StC+D se encuentra rota. La StB está entera y presenta su borde anterior redondeado por lo que no se diferencia una cresta anterior en esta cúspide; este mismo rasgo está presente en los M1 de *P. antiqua* y *P. intermedia* (en *P. boliviensis* no es apreciable debido al desgaste) y en *Palaeothentes* y *Palaepanorthus* entre los Palaeothentidae. La cresta posterior de la StB es larga en comparación con la cresta anterior de la StC+D. El M2 se diferencia del M1 por que el cóngulo anterior es largo y se une lingualmente a la preprotocrístida y porque el paracono y metacono tienen una menor diferencia de tamaños debido a la reducción en tamaño del metacono; además, en tamaño absoluto y relativo el protocono del M2 es mayor que aquel del M1, la cúspide premetaconular y el metaconulo son, en relación al tamaño total del molar, menores (en vista lingual se puede apreciar que es mucho más corto en sentido anteroposterior) y existe una gran expansión basal y labial de la StB. Debido a que se encuentra entero, se puede apreciar que el metacono es una cúspide más subcircular (menos comprimida) en el M2 que en el M1. Su premetacrístida, al igual que en el molar anterior, se dirige recta hacia la base de la StC+D de manera paralela a la cresta anterior de la StC+D. Siguiendo el gradiente de reducción de algunas cúspides desde el M1 al M2 (e.g. StC+D), en el M3, el metaconulo es aún más reducido; también se reduce el metacono por lo que los para y metacono son subiguales en tamaño y la cúspide premetaconular es casi indistinguible. A diferencia de los M2-3, el metaconulo del M3 es aún menos comprimido, las características de su premetacrístida son semejantes a aquellas de los molares anteriores y la postmetacrístida está sumamente reducida (a diferencia del M2 donde es corta y adosada a la ladera lingual de la StC+D, en el M1 esta área está muy deteriorada como para realizar comparaciones). Al igual que en el M2 se puede diferenciar una postparacrístida pero a diferencia de este molar en el M3 dicha cresta es mucho más larga. Del M1 al M3 la StB se va reduciendo de manera que en el M3 las cúspides estilares son subiguales. El cóngulo anterior en el M3 se termina uniendo labialmente a la muy corta cresta anterior de la StB; en los molares anteriores, como se mencionó, no existe cresta anterior de la StB. Finalmente, el M4 es un molar grande en comparación con, por ejemplo, el de los Palaeothentidae. A pesar de que la mitad posterior está muy desgastada se puede inferir que, aunque muy reducidos, los metaconulo y metacono estaban aún presentes. El paracono está muy reducido y ubicado basal y anteriormente a la cara lingual de la StB. Siguiendo el gradiente de reducción desde el M1, la StB es una cúspide muy pequeña, aparentemente más pequeña que la StC+D; este último aspecto es inferido a partir de la base preservada de la StC+D.

**Comentarios.** En este trabajo se asigna a *P. lucina* el primer resto consistente en premolares y molares superiores. El MPEF-PV 5768 puede ser referido a *Pilchenia lucina* sobre la base de su tamaño total, coincidente con el largo de la serie dentaria del AC 3110, igual gradiente de tamaños del m1-3 y M1-3, gran tamaño de los p3/P3, expansión lingual de los protoconos coincidente con la saliencia labial de los hipocónidos y, además, los ejemplares MPEF-PV 5768 y AC 3110 provienen del mismo yacimiento (Cabeza Blanca) y de los mismos niveles estratigráficos (Deseadense) de los cuales sólo se

conocía hasta el momento a *C. chubutensis*, uno de los paleoténtidos más grandes; *C. chubutensis* es aproximadamente un 30% más grande que *P. lucina*.

La asignación a *P. lucina* del MPEF-PV 5768 permitió reevaluar las relaciones filogenéticas de esta especie en base a un conjunto de caracteres más amplio. Como resultado de la filogenia realizada, *P. lucina* constituyó un clado con *P. boliviensis*, *P. intermedia* y *P. antiqua* siendo el grupo hermano de estas dos últimas especies.

Loomis (1914) había considerado a *Pilchenia* un género válido. Sin embargo, autores posteriores lo consideraron un sinónimo de *Palaeothentes*. Cuando Patterson y Marshall (1978) realizaron su revisión de los marsupiales deseádenses, pasaron a sinonimia *Pilchenia* con *Palaeothentes*. Luego de comparar a *P. lucina* con las especies de *Palaeothentes* los autores no encontraron justificable su ubicación en un género distinto. En su diagnosis de esta especie hicieron hincapié en las dimensiones proporcionales del p3 en comparación con el mismo premolar de *P. chubutensis* y *P. boliviensis*; aunque el p3 sería proporcionalmente tan largo como en esas especies, *P. lucina* se diferenciaría por tener un p3 relativamente más estrecho. Sin embargo, en el análisis morfométrico que se realizó en este trabajo puede verse que el p3 de *P. lucina* es comparable, en todas sus dimensiones, con el de *P. boliviensis*; en ambas especies el p3 es grande, predominando la altura sobre su ancho.

La inclusión de *Pilchenia lucina* en *Palaeothentes* también fue seguida por Marshall (1980); este autor mantuvo los rasgos diagnósticos señalados por Patterson y Marshall (1978) y agregó que *P. lucina* presentaba un p3 proporcionalmente más grande que *P. lemoinei*. Según Marshall (1980), *P. lucina* era afín a *P. lemoinei* y probablemente constituía la especie ancestral.

Todos los caracteres diagnósticos dados aquí constituyen autapomorfias de la especie. El paracónido está presente en todas las especies del género pero sólo en *P. lucina* es coalescente con el metacónido. En *P. boliviensis*, *P. intermedia* y *P. antiqua* el paracónido es una cúspide muy reducida y ubicada próxima al metacónido y en una posición algo labial a esta última. Las coronas de los molares de *P. lucina* no son anchas basalmente como en las restantes especies del género, sino que presentan una escasa diferencia en ancho entre las cúspides y la base de las coronas, esto hace que los molares se asemejen en este rasgo a las especies de *Palaeothentes*. En forma similar a los Palaeothentidae, los molares superiores de *P. lucina* presentan una cúspide premetaconular; esta cúspide está ausente en *P. intermedia* y *P. antiqua* mientras que el carácter no es comparable en *P. boliviensis* debido al grado de desgaste de sus molares. La presencia de una cúspide premetaconular hace que los metacónulos parezcan más desarrollados que en las restantes especies. El cuarto carácter, la morfología del hipoconúlido, como se explicó más arriba, es única entre las especies de *Pilchenia* y es compartida con la presente en los Abderitidae y Palaeothentidae.

P3 de *P. lucina* presenta al igual que el de *P. antiqua* una cresta que lo recorre verticalmente en la mitad anterior de la cara lingual. Si bien una cresta lingual está presente en el P3 de los Abderitidae, ésta es de un desarrollo distinto ya que es mucho más larga y fuerte.

Entre los rasgos que caracterizan a *P. lucina* y que no fueron incluidos en la filogenia se cuentan: la escasa altura del P3, la presencia de una cúspide anterior del P3 desarrollada y la poca expansión basal de las coronas de los molares superiores. En relación al P3 en *P. lucina* este premolar es más bajo que en cualquiera de las otras especies. Además, y a diferencia de las restantes especies en el P3 de *P. lucina* existe una cúspide anterior bien desarrollada que en *P. boliviensis* está ausente y en *P. antiqua* es vestigial. La escasa expansión basal de los molares superiores está relacionada a la escasa expansión basal de los molares inferiores; en las restantes especies del género tanto los molares superiores como inferiores son basalmente más anchos (véase comentarios a *P. boliviensis*).

Si bien en todas las especies de *Pilchenia* (excepto *P. boliviensis* donde no es comparable) el metacono está moderadamente reducido y su coalescencia con la StC+D es moderada, existen diferencias de tamaño relativo de esta cúspide entre las especies; el metacono es proporcionalmente mayor en *P. antiqua* y *P. intermedia* que en *P. lucina*; además de más grande está más separado de la StC+D. El paracono, en cambio, es proporcionalmente más grande en *P. lucina* que en *P. antiqua* y *P. intermedia*. Otro carácter que diferencia los molares superiores de *P. lucina* de las restantes especies del género es la mayor altura proporcional del metacónulo respecto del protocono. En *P. boliviensis* este carácter no es comparable debido al desgaste, pero en *P. intermedia* y *P. antiqua* puede observarse claramente que el metacónulo está aproximadamente al mismo nivel que la cuenca del triángulo.

En cuanto a la estructura del m1, *P. lucina* se asemeja más a *P. antiqua* que a *P. boliviensis*; en el m1 de *P. lucina* y *P. antiqua* el metacónido está muy retrasado, como ocurre en los Palaeothentidae, pero el metacónido y el paracónido están relativamente próximos entre sí, en *P. intermedia* este carácter no es comparable debido a que no se conocen m1 para esta especie; en *P. boliviensis* en cambio, los para- y metacónido están muy distanciados por lo que, además, la paracristida es proporcionalmente más alargada.

Los restos de *P. lucina* constituyen junto con *P. boliviensis* los registros más modernos del género. En relación a la procedencia del ejemplar tipo cabe aclarar que Ameghino (1903 y 1904b) mencionó como procedencia de *P. lucina* el “Cretaceo más superior de Patagonia, Pirotheriense”; Marshall (1980) sostuvo que la procedencia corresponde al Deseadense, probablemente Cabeza Blanca, sin embargo, en el catálogo del MACN, figura como procedencia sólo “Colhué-Huapí, Barranca S”.

#### 1.3.4.b *Pilchenia boliviensis* (Patterson y Marshall, 1978)

Lám. 8, figs. E-K

*Palaeothentes boliviensis* Patterson y Marshall 1978, pág. 83, fig. 19; Bown y Fleagle, 1993, pág. 31.

**Tipo.** PU 21977, fragmento mandibular derecho con p3-m1 (Lám. 8, figs. E-F, H).

**Hipodigma.** El tipo y GB-SAL 621a, un fragmento de paladar conservando la serie dentaria derecha compuesta por los P3-M3 y la serie dentaria izquierda por los P3-M2 (Lám. 8, figs. J-K); GB-SAL 621b, una rama mandibular izquierda con los p3-m4 completos (Lám. 8, figs. G, I); GB-SAL 621c, un fragmento mandibular derecho con los m3-4 y el GB-SAL 621d, un fragmento mandibular derecho con los p3-m1 y trigónido de m2.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Tardío, Edad-mamífero Deseadense, Capas de Salla. Localidad Cuenca de Salla-Luribay, provincia de Loaza, Bolivia; el ejemplar tipo proviene del sitio Braniša V-2 (Patterson y Marshall 1978) y los especímenes referidos fueron etiquetados como provenientes del nivel Tapial Pampa. Los especímenes referidos fueron colectados por Villarroel en el año 1980.

**Medidas.** Tablas 15 y 16.

**Diagnosis.** *Pilchenia boliviensis* se diferencia de las restantes especies del género por los siguientes caracteres: (1) coronas de los molares y premolares altas, (2) metacónido del m1 muy retrasado y el para- y el metacónido distanciados entre sí y (3) gran tamaño; se diferencia de *P. lucina* por la no coalescencia de el para- y el metacónido de los m2-3 y por tener el hipoconúlido no comprimido; se diferencia de *P. antiqua* y *P. lucina* por la ausencia de cúspide anterobasal en el P3; se diferencia de *P. antiqua* por tener el extremo distal de la crístida oblicua del m2 labial a la muesca de la protocrístida.

**Descripción de los nuevos materiales.** Tanto los molares superiores e inferiores como los P3/p3, presentan coronas altas; en particular, las coronas de los molares son además basalmente anchas. La serie molar de *P. boliviensis* presenta una fuerte disminución de tamaños, principalmente entre los m3/4 (véase capítulo IV). El p3 es grande, principalmente alto y más ancho en su mitad posterior donde presenta dos fuertes crestas; la posterolabial contacta con la cresta anterior del trigónido del m1 y la posterolingual con la base del paracónido. Este premolar presenta una cúspide principal y una anterobasal. En vista lingual se puede observar como la cresta posterolabial se extiende hasta la base de la corona. En el extremo anterior de la cúspide principal se origina una cresta anterolingual que se extiende hacia la base de la corona de forma aproximadamente paralela a la cresta posterolingual.

El m1 es mucho más grande que los molares posteriores; la reducción en tamaño desde el m1 al m4 es muy marcada. En el trigónido del m1 se destacan la cresta anterior y el paracónido, ambos de constitución robusta. El metacónido se ubica bien retrasado respecto del protocónido y muy separado en relación al paracónido; dada esta disposición de las cúspides la paracrístida es larga en comparación con *P. antiqua* y *P. lucina*. Los proto- y metacónido se encuentran ubicados cercanamente, en sentido labiolingual, por lo que la protocrístida es estrecha en comparación con los demás Paucituberculata, excepto las restantes especies de *Pilchenia*. El talónido del m1 es relativamente corto; el hipoconúlido

no se ha preservado pero, por la morfología de la mitad posterior de este molar, se infiere que no tuvo la compresión dorsoventral presente en *P. lucina* y en los Palaeothentidae y Abderitidae. En los paleoténtidos y abderítidos la compresión del hipoconúlido va acompañada de su posición media en la cara posterior de los molares. Como puede apreciarse en el GB-SAL 621b, pero más claramente en el GB-SAL 621d, la muesca hipoconúlida del m2, está en contacto con el extremo lingual de la cara posterior del m1, por detrás del entocónido. Dado que, en cualquier molar la muesca hipoconúlida encierra al hipoconúlido del diente anterior, aquí se infiere que el hipoconúlido del m1 habría estado lingualmente ubicado en una posición muy cercana al entocónido; por lo tanto, es posible inferir que el hipoconúlido no tuvo las características morfológicas del de los paleoténtidos y abderítidos. Además, como se detalla más abajo en el m3 del GB-SAL 621c el hipoconúlido no está dorsoventralmente comprimido; dado que en todos los Paucituberculata la forma de los hipoconúlidos no varía fundamentalmente a lo largo de la serie m1-3, la morfología del hipoconúlido del m3 en el GB-SAL 621c, refuerza la inferencia de la morfología de los hipoconúlidos de los m1-2. El entocónido del m1 está muy desgastado pero aún se puede observar en el GB-SAL 621d que la entocrístida fue larga y curva hacia la cuenca del talónido y la postentocrístida corta. El resto de la estructura del talónido es semejante, en cuanto a la unión de la crístida oblicua con el metacónido, a la de los paleoténtidos y abderítidos.

Los m2-3 como se dijo más arriba son mucho más pequeños que el m1. Además, entre ambos existe una importante diferencia de tamaños. El m2 tiene un trigónido moderadamente largo y el metacónido no se encuentra adelantado respecto del protocónido. El paracónido es más claramente diferenciable en el GB-SAL 621d que en el GB-SAL 621b; en el GB-SAL 621d se lo puede apreciar ubicado por delante del metacónido y conformando el extremo lingual de la muesca hipoconúlida. Como puede observarse en el GB-SAL 621b, la postparacrístida es perpendicular al eje anteroposterior del molar. La cresta posterior al metacónido está poco desarrollada (*i.e.*, es poco saliente y corta) pero es claramente identificable (véase Lám. 8, G, I). De las cúspides del talónido sólo se ha conservado en ambos ejemplares, el hipocónido el cual es poco saliente.

El m3 preservado en los GB-SAL 621d y GB-SAL 621b presenta poco desgaste por lo que se puede determinar con mayor precisión que en los m2, la morfología de las distintas cúspides y crestas. En el trigónido, el paracónido está sumamente reducido y ubicado por delante y algo labialmente a la cara anterior del metacónido. El metacónido se encuentra adelantado respecto del protocónido. La postparacrístida es ligeramente oblicua en sentido anterolabial a posterolingual. En el m3 del GB-SAL 621c se ha conservado el entocónido pero el desgaste hace que la entocrístida no sea claramente diferenciable del entocónido aunque, a juzgar por su base, es probable que haya estado curvada hacia la cuenca del talónido; la postentocrístida, al igual que en el m1 es muy corta. El hipocónido es poco saliente y la postcrístida es oblicua en sentido anterolabial a posterolingual; una morfología similar de la postcrístida se encuentra en *P. intermedia* y *P. antiqua*. El hipoconúlido está moderadamente desarrollado y se encuentra ubicado labial y posteriormente al entocónido, aparentemente en una posición más central, en la cara posterior del molar, que el hipoconúlido del m2.

El m4 es reducido y birradiculado. A pesar de su reducción y simplificación se pueden diferenciar el trigónido del talónido; el primero es sumamente corto y se encuentra orientado oblicuamente respecto al eje anteroposteior del molar, acompañando la orientación, también oblicua de la mitad labial posterior del m3 (véase Lám. 8, G, I). El metacónido y protocónido son aproximadamente del mismo tamaño y se encuentran unidos por una protocrístida baja. El entocónido presenta una muy corta postentocrístida, la postcrístida es igualmente oblicua como en el m3 y el hipoconúlido es vestigial.

La serie dentaria superior es conocida por un fragmento craneano que ha preservado la porción palatal con las series dentarias P3-M3 derecha y P3-M2 izquierda. Ambas series presentan un grado de desgaste importante, por lo que muchas estructuras de valor sistemático no pudieron ser evaluadas.

Los P3 son dientes muy desarrollados, de corona alta y más anchos en su mitad posterior que en la anterior. No existen en sus caras laterales ningún tipo de crestas y tampoco existe, como en *P. lucina* y *P. antiqua*, una cúspide anterior.

Conjuntamente con lo que ocurre en la serie molar inferior, en la serie superior los molares disminuyen marcadamente en tamaño hacia atrás. Debido al desgaste no es posible afirmar que los para- y metacono estuvieran presentes; sin embargo, a juzgar por las lagunas de esmalte que existen por delante de la StC+D de los M2-3 y por delante de la StB en el M3 del lado derecho, es altamente probable que sí lo hubieran estado. En particular, los vestigios del metacono en ambos molares, indicarían que éste se ubicaba en la base de la StS+D, apareado en sentido labiolingual. El M1 es cuadrangular y el protocono y metacónulo se ubican apareados a las StB y StC+D respectivamente. En la cara anterior del M1 existe un cingulo anterior corto y ancho, que se extiende hasta el extremo distal de la preprotocrista. El protocono está poco expandido lingualmente. A pesar de que la extensión más labial del metacónulo no puede determinarse, se infiere que esta cúspide habría tenido un desarrollo moderado; por un lado el metacónulo se encuentra poco expandido lingualmente y por otro su largo anteroposterior también es escaso. La extensión anteroposterior del metacónulo es apreciable en vista lingual dado que en vista oclusal el desgaste no ha preservado su límite más anterior (*i.e.* la cresta premetaconular). En cuanto a la morfología de las cúspides estilares, la StB es en relación a la StC+D de menor tamaño, principalmente más baja.

El M2 es más corto que el M1; a diferencia del M1, en vista lingual no se pueden discriminar el metacónulo del protocono por lo que se interpreta que el metacónulo estuvo menos desarrollado. Las cúspides estilares son desiguales en tamaño; la StB es más grande, principalmente más alta, que la StC+D. El molar tiene, en vista oclusal, una forma trapezoidal con la mitad anterior mucho más ancha que la posterior.

El M3 es triangular en vista oclusal. En la base de la StC+D existe una pequeña laguna de esmalte correspondiente a una cúspide; ésta está unida por una laguna de esmalte alargada en sentido labiolingual, que se interpreta como la base de la cresta premetaconular; dada esta distribución de las estructuras se infiere que la cúspide que se ubicaba en la base de la StC+D correspondió al metacono. La base de la cresta premetaconular que se ha conservado permite determinar el límite más posterior



de la cuenca del trigono. Si es correcta la interpretación de su disposición, en el M3, el metacónulo fue muy reducido en comparación con la cuenca del trigono.

**Comentarios.** *P. boliviensis* fue el primer paleoténtido conocido fuera de Patagonia. La diagnosis original (Patterson y Marshall, 1978) y la dada por Marshall (1980) fueron realizadas en base a una comparación con las especies deseádenses conocidas hasta entonces: *P. chubutensis* (= *C. chubutensis*), *P. lucina* y *A. praecursor* (sobre la validez de *A. praecursor* véase en este capítulo el punto 2). Patterson y Marshall (1978) y Marshall (1980) sostuvieron que *P. boliviensis* era más afín a *P. chubutensis* debido a que ambas compartían un p3 de iguales proporciones, grande y alto. Además, diferenciaron a *P. boliviensis* de *P. chubutensis* por ser de menor tamaño.

Bown y Fleagle (1993) también consideraron a *P. boliviensis* una especie del género *Palaeothentes*. Según estos autores, se diferenciaría de las restantes especies de *Palaeothentes*, por presentar un p3 más grande y amplio posteriormente, protocristida más oblicua (trigónido de tipo 2) y protocristida del m1 transversalmente estrecha. En cuanto a las dimensiones del p3, aquí se concuerda con dichos autores en que *P. boliviensis* presenta un tercer premolar grande. Como puede verse en el análisis morfométrico (capítulo IV), el p3 en *P. boliviensis* es proporcionalmente grande, particularmente muy alto, en relación al m1; sin embargo, el tamaño y la forma del p3 de *P. boliviensis* no son únicos entre los restantes paucituberculados, una relación de tamaños similar entre el p3 y m1 ocurre también en *P. lucina* y *P. antiqua* (véase Tabla 9.b); además, *P. boliviensis* comparte con estas especies la presencia de crestas linguales en el p3. En relación a la orientación de la protocristida, en este trabajo se observó que tiene la misma orientación que en la mayoría de los *Palaeothentidae* y que en *P. lucina*, es decir, es perpendicular al eje anteroposterior del molar y no oblicua. En cuanto al tercer carácter, los autores se refirieron a él en la diagnosis de la especie como ancho de la postcristida (Bown y Fleagle, 1993:31), pero en el esquema de relaciones filogenéticas lo indicaron como ancho de la protocristida (Bown y Fleagle, 1993, fig. 42, Car. 21), un carácter que habría aparecido convergentemente en *P. lucina*; aquí se interpreta que los autores siempre quisieron referirse a la misma cristida: la protocristida. En este trabajo, el carácter estrecho de la protocristida resultó una sinapomorfia ambigua de *Pilchenia*, un rasgo que está presente en *P. boliviensis*, *P. lucina* y, probablemente también, en *P. antiqua*. A pesar de que el carácter no es comparable en *P. intermedia* se consideró que es de valor diagnóstico para el género.

Uno de los avances más importantes en el conocimiento de *P. boliviensis* se ha logrado gracias al estudio de los restos que se dieron a conocer en esta revisión. Hasta este trabajo, solo se conocía para *P. boliviensis* su ejemplar tipo, compuesto por un fragmento mandibular con los p3-m1; actualmente el hipodigma de la especie cuenta con especímenes que representan gran parte de la dentición superior e inferior. Estos restos permitieron reconsiderar las relaciones filogenéticas de *P. boliviensis* en base a un conocimiento más acabado de su morfología dentaria. Así es que se obtuvo, como resultado del análisis filogenético, que *P. boliviensis* está cercanamente emparentada a *P. lucina*

y que ambas especies, junto con *P. intermedia* y *P. antiqua*, conforman un clado, basal a los paleoténtidos y abderítidos.

*P. boliviensis* constituye el taxón basal del género y como rasgos primitivos se cuentan la disposición de las cúspides del trigónido del m1, en donde el protocónido está muy retrasado respecto al metacónido y los para- y metacónido están distanciados; este arreglo de las cúspides del trigónido está igualmente desarrollado en los Palaeothentidae y es diferente del presente en *P. lucina* y *P. antiqua* en las cuales los para- y metacónido están cercanamente ubicados.

En el contexto de los Paucituberculata, un carácter exclusivo de *P. boliviensis* lo constituye la gran altura de las coronas de los premolares y molares (véase Lám. 8 G y J). Otro carácter diagnóstico de *P. boliviensis* que la diferencia de las demás especies del género es su gran tamaño; como se desprende de las tablas 15 y 16 *P. boliviensis* es aproximadamente un 20% más grande que *P. antiqua* mientras que *P. lucina* y *P. intermedia* presentan tamaños intermedios entre *P. boliviensis* y *P. antiqua*. Como se mencionó más arriba coincidentemente con la expansión basal de los molares inferiores en *P. boliviensis*, *P. antiqua* y *P. intermedia*, los molares superiores de estas especies también presentan las coronas basalmente anchas. Esto produce que las caras labiales sean más subhorizontales que verticales. En todas las especies del género menos en *P. lucina*, donde este rasgo sólo está insinuado, las caras labiales de los M1-3 están bien expandidas basalmente. Esta expansión basal se produce en el M1 a nivel de las dos cúspides estilares, pero principalmente en la StC+D, mientras que en el M2 se da especialmente en la base de la StB; así, en vista oclusal se puede ver que las StB y StC+D del M1 y la StB del M2 son más anchas en sentido labiolingual. Otros caracteres de la dentición superior también diferencian a *P. boliviensis* del resto de las especies de *Pilchenia*, entre ellos, la gran altura del P3 y la escasa saliencia del protocono. Los caracteres relacionados a la forma del metacónulo son difíciles de evaluar y comparar (e.g. altura respecto del protocono, presencia de cúspide de la cresta premetaconular) debido al grado de desgaste de los molares, pero como se explicó más arriba es posible sugerir que el metacónulo en *P. boliviensis* tuvo un tamaño moderado en relación al tamaño total de los molares, es decir, habría tenido dimensiones similares al metacónulo de *P. antiqua*, *P. lucina* y *P. intermedia*.

#### 1.3.4.c

#### *Pilchenia antiqua*

Goin, Abello y Chornogubsky MS –b–

Lám. 8, figs. L-O

**Tipo.** MPEF-PV 4490, un maxilar derecho con P3-M2 completos y los alvéolos y raíces del M3 (Goin, Abello y Chornogubsky MS –b–; Lám. 8, figs. L-M).

**Hipodigma.** El tipo y MPEF-PV 4486, fragmento de maxilar derecho con M2-3; MPEF-PV 4482, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV 4483, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV 4484, M2

derecho; MPEF-PV 4148, fragmento de M2 derecho; MPEF-PV 4479, M3 derecho; MPEF-PV 4481, M3 izquierdo; MPEF-PV 4480, M3 izquierdo; MPEF-PV 4478, M3 derecho; MPEF-PV 4474, M4 izquierdo; MPEF-PV 4129, fragmento mandibular derecho con p3, raíz anterior del m1 y alvéolo posterior del m1 parcialmente preservado; MPEF-PV 4126, p3 izquierdo; MPEF-PV 4489, m1 derecho; MPEF-PV 4235, m2 derecho (Lám. 8, figs. N-O); MPEF-PV 4470, m2 izquierdo; MPEF-PV 4488, fragmento de m2 derecho; MPEF-PV 4469, m3 derecho; MPEF-PV 4465, m3 derecho; MPEF-PV 4468, m3 derecho; MPEF-PV 4467, m3 derecho; MPEF-PV 4471, m3 izquierdo; MPEF-PV 4466, m3 izquierdo; MPEF-PV 4464, fragmento de m3 derecho; MPEF-PV 4462, m4 derecho y MPEF-PV 4463, m4 derecho.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Temprano, Edad-mamífero Tinguiririquense, Fm. Sarmiento. Gran Barranca, niveles fosilíferos de “La Cancha”, Pcia. del Chubut, Argentina.

**Medidas.** Tablas 15 y 16.

**Diagnosis revisada.** *Pilchenia antiqua* se diferencia de las restantes especies del género por la siguiente combinación de caracteres: (1) P3 proporcionalmente grande con una cúspide anterobasal vestigial, (2) la crístida oblicua del m2 terminando anteriormente en la muesca de la protocristida y (3) pequeño tamaño; se diferencia de *P. lucina* por presentar el metacónulo y el protocono proximadamente a la misma altura, la cara labial de los M1-2 más alta, StB del M2 mucho más alta que la StC+D y metacónulo proporcionalmente más pequeño; se diferencia de *P. intermedia* por su menor tamaño y la mayor estrechez del trigónido del m2.

**Comentarios.** *P. antiqua* junto con *P. intermedia* son dos especies que fueron estudiadas recientemente (Goin *et al.*, MS-b-). Ambas constituyen las especies más derivadas del género. Además del carácter que las reune como clado (protocono de igual altura que el metacónulo), comparten el tener protoconos muy salientes. En *P. antiqua* el P3 es proporcionalmente muy grande y tiene, a diferencia de las restantes especies, una cúspide anterobasal vestigial. En comparación con *P. lucina* y *P. intermedia*, las caras labiales de los M1-2 son altas; por el contrario, en comparación con las de *P. boliviensis* son relativamente más bajas. El metacono es mayor en *P. antiqua* que en *P. intermedia* y *P. lucina*. En la diagnosis original se señaló que los molares de *P. antiqua* decrecían en tamaño hacia atrás de manera más acentuada que en *P. lucina*; esta observación ha sido corroborada en este nuevo estudio; sin embargo en comparación con *P. boliviensis* el gradiente de tamaños entre el m2 y el m4, es menor (aunque ambas especies presentan valores muy semejantes, véase Tabla 9.a). En tamaño total *P. antiqua* es la más pequeña de todas las especies del género. *Pilchenia antiqua* constituye el registro más antiguo del género.

#### 1.3.4.d

#### *Pilchenia intermedia*

Goin, Abello y Chornogubsky MS –b-

Lám. 8, figs. P-S

**Tipo.** MPEF-PV 3836, M2 derecho (Lám. 8, figs. P-Q).

**Hipodigma.** El tipo y MPEF-PV 3869, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV 3893, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV 3878, fragmento de M1 derecho; MPEF-PV 3798, M1 derecho (Lám. 8, figs. R-S); MPEF-PV 3825, M1 derecho; MPEF-PV 3855, fragmento de M1 derecho; MPEF-PV 3902, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV 3887, M2 derecho; MPEF-PV 3829, M2 derecho; MPEF-PV 3897, fragmento de M2 derecho; MPEF-PV 3903, M3 izquierdo; MPEF-PV 3853, M3 derecho; MPEF-PV 3891, M3 derecho; MPEF-PV 3803, fragmento de M3 derecho; MPEF-PV 3919, fragmento de M3 derecho; MPEF-PV 3859, M4 izquierdo; MPEF-PV 3852, M4 izquierdo; MPEF-PV 3831, M4 derecho; MPEF-PV 3922, fragmento mandibular derecho con p3; MPEF-PV 3845, fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los p2-m1; MPEF-PV 3898, fragmento mandibular derecho con los m2-3; MPEF-PV 3900, p3 izquierdo; MPEF-PV 3901, p3 derecho; MPEF-PV 3894, p3 izquierdo; MPEF-PV 3814, talónido de m1 derecho; MPEF-PV 3842, talónido de m1 izquierdo; MPEF-PV 3892, talonido de m2 derecho; MPEF-PV 3873, m2 derecho; MPEF-PV 3889, fragmento de m2 derecho; MPEF-PV 3802, fragmento de m2 izquierdo; MPEF-PV 3886, m3 izquierdo; MPEF-PV 3905, m3 izquierdo; MPEF-PV 3805, m3 izquierdo; MPEF-PV 3895, m3 derecho; MPEF-PV 3904, fragmento de m3 derecho; MPEF-PV 3868, m4 derecho y MPEF-PV 3815, m4 izquierdo.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Temprano, Fm. Sarmiento, Mbo. Puesto Almendra. Gran Barranca, nivel fosilífero “La Cantera”, Dto. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina.

**Medidas.** Tablas 15 y 16.

**Diagnosis revisada.** *Pilchenia intermedia* difiere de *P. lucina* por presentar el metacónulo y el protocono proximadamente a la misma altura, el hipoconúlido no comprimido, el para- y el metacónido de los m2-3 no coalescentes y por el mayor gradiente de tamaños m2-4; se diferencia de *P. antiqua* por tener el extremo distal de la crístida oblicua del m2 labial a la muesca de la protocristida, metacónulo del M1 proporcionalmente más grande y trigónido del m2 proporcionalmente más ancho; se diferencia de *P. boliviensis* por la menor altura de las coronas de los molares y el para- y el metacónido del m1 menos distanciados entre sí.

**Comentarios.** *P. intermedia* es más grande que *P. antiqua* y menor que *P. lucina*. Los índices calculados para establecer el gradiente de tamaños m2-4 indican que la reducción de tamaños de la serie molar fue menor que en *P. antiqua* o *P. boliviensis*. En relación a *P. antiqua*, *P. intermedia* retiene el estado plesiomorfo de orientación de la crístida oblicua del m2 (*i.e.* con su extremo distal dirigido labialmente respecto de la muesca de la protocristida). En los molares superiores el metacono es mayor que en *P. lucina* pero más pequeño que *P. antiqua*. Las comparaciones de *P. intermedia* con las restantes especies se restringen a sólo los m2-4 y M1-3.

### 1.3.5

#### Familia PALAEOTHENTIDAE Sinclair, 1906

*nomen translatum* Marshall, Case y Woodburne, 1990, pág. 484, ex Palaeothentinae Sinclair, 1906, pág. 417

Epanorthidae Ameghino, 1889, pág. 268 y 270; 1891b, pág. 304 (*partim*); 1898, pág. 186 (*partim*).

Precedencia modificada por poderes plenarios de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica

Palaeothentinae: Marshall, 1980, pág. 51; Marshall, 1987, pág. 145; Kirsch, Lapointe y Springer, 1997, pág. 244

Palaeothentidae: Bown y Fleagle, 1993, pág. 17.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno-Mioceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Los Palaeothentidae se caracterizan por la siguiente combinación de caracteres dentarios: (1) postparacristida de los m2-3 oblicua, orientada en sentido anterolabial-posterolingual, (2) ausencia de paracónido en el m2, (3) metacono ubicado en la mitad anterior de la StC+D y (4) presencia de una cúspide premetaconular en los molares superiores.

**Comentarios.** Ameghino (1889) reconoció la familia Epanorthidae para incluir a *Epanorthus* (=Palaeothentes) y *Adestis*. Hasta ese momento, en su interpretación de las homologías dentarias de los Abderitidae y Palaeothentidae, lo que actualmente es considerado el m1 era interpretado como último premolar. Dentro de los Plagiaulacoidea (véase capítulo I, 1.2) la ausencia de estrías en este diente lo llevó a reconocer a los Epanorthidae y, alternativamente, la presencia de estrías a vincular más fuertemente a los Abderitidae con los Plagiaulacidae (multituberculados) e Hypsiprymnidae (marsupiales australianos). Posteriormente, Ameghino (1891b) reinterpretó el último premolar como m1 e incluyó nuevos géneros en esta familia: *Decastis*, *Callomenus*, *Halmadromus*, *Halmaselus* y *Essoprion*; a estos habría que sumar a *Dipilus* y *Pichipilus*, dos géneros que habían sido nominados previamente (Ameghino, 1890). Más adelante, Ameghino (1893) separó de la familia Epanorthidae a *Adestis*, *Decastis* y *Dipilus*, considerados actualmente sinónimos entre sí, y creó con ellos la familia Decastidae. Los Epanorthidae, entonces, fueron diagnosticados, entre otros caracteres, por la presencia

de un p3 birradiculado y una curvatura pronunciada de la serie dentaria superior. En esta familia incluyó a los géneros *Epanorthus*, *Metaepanorthus*, *Paraepanorthus*, *Prepanorthus*, *Essoprion*, *Halmaselus*, y *Pichipilus*; excepto *Pichipilus* los restantes géneros son considerados, actualmente, sinónimos de *Palaeothentes*. En 1898, Ameghino vuelve a reunir todos los géneros de decástidos y epanórtidos en una única familia, Epanorthidae; nuevamente, el rasgo diagnóstico principal fue la ausencia de estrías en el m1. Años más tarde incorporó en esta familia a dos nuevos géneros: *Palaepanorthus* (Ameghino 1901, pág. 77, *nomen nudum*; 1902c, pág. 123) y *Pilchenia* (Ameghino 1904b, 1906).

La primera revisión detallada de los Palaeothentidae fue realizada por Marshall (1980); sus estudios sobre esta familia resultaron un gran avance en el conocimiento de estos marsupiales y constituyeron una puesta al día del estatus taxonómico de muchas de sus especies. En la diagnosis de los Palaeothentidae el autor señalaba los siguientes caracteres: (1) fórmula dentaria  $I^{3/2}$ ,  $C^{2/1}$ ,  $P^{3/2-3}$ ,  $M^{4/4}$ ; (2) rama mandibular larga y relativamente baja, pero más alta y corta que en los Caenolestinae; (3) dos forámenes mentonianos típicamente presentes uno debajo del p2 y otro debajo del m1, un tercer foramen puede aparecer anterior a la raíz anterior del m1; (4) primer incisivo grande, procumbente y lanceolado; (5) tres o cuatro dientes vestigiales (i2, c, p1, p2) entre el i1 y el p3; (6) p2 uni o birradiculado; (7) p3 unirradiculado, estiliforme y de altura menor a la mitad de la altura trigónido del m1 o birradiculado y de altura igual o mayor a la altura del trigónido del m1; (8) m1 con el trigónido alargado (región de la cresta que une al protocónido y paracónido) y paracónido ubicado “*far anteriad*”; (9) metacónido grande y bien desarrollado; (10) ausencia de lofos en los M2-3/m2-3; (11) m2-3 con trigónidos y talónidos diferenciables subiguales en vista oclusal y de altura subigual en vista lateral; (12) cuencas del trigónido y talónido de los m2-3 amplias y poco profundas; (13) ausencia de paracónido en los m2-3; (14) P1-2 muy reducidos en tamaño y altura; (15) P2 lateralmente comprimido, con una prominente cúspide central y pequeñas cúspides accesorias anterior y posterior; (16) P3 enorme, igual o más alto que el M1. Su mitad posterior es mucho más ancha que la anterior y presenta un cíngulo posterolingual; (17) raíz anterior del P3 mucho más estrecha transversalmente que la posterior; (18) agudo borde cortante labial de los M1-2, extendiéndose hasta el P3; (19) M1 con un cíngulo anterior al paracono; (20) “cónulo intermedio” debilmente desarrollado en los M1-3 sólo en *P. minutus*; (21) mitad anterior de los M1-3 mucho más amplias que las mitades posteriores; (22) los dientes sectoriales son el P3 y el trigónido del m1 y (23) ausencia de vacuidades anteorbitales.

Los caracteres 1, 5 y 6 fueron discutidos aquí en la sección Homologías Dentarias (capítulo II, 3.1). Como ya fue mencionado en dicha sección, los dientes de los paleoténtidos entre el i3 y el p3 son morfológicamente indiferenciables, por lo que no es posible establecer su homología. En particular, el diente inmediato anterior al p3, referido por Marshall (1980) como p2 (carácter 6), podría constituir un premolar (pero véase discusión capítulo II, 3.1.1). El carácter 2 fue discutido en la sección Morfometría (capítulo IV, 3). En relación al carácter 7 un p3 moderadamente desarrollado y birradiculado es morfológicamente plesiomorfo para la familia mientras que la reducción de este premolar es un rasgo derivado de los Acdestinae. El carácter 8, tal como fue formulado por Marshall,

está parcialmente considerado en el carácter 14 (estructura del trigónido del m1) considerado en esta filogenia. Según los resultados del análisis filogenético, la moderada separación entre el para- y el metacónido es un rasgo plesiomorfo para la familia mientras que la gran separación entre estas cúspides, tal como ocurre en los acdestinos, es derivado. Un trigónido alargado también está presente en *Pilchenia* y los Abderitidae por lo que la estructura del trigónido del m1 no resulta un rasgo diagnóstico. La mención de un paracónido ubicado bien anteriormente se debe a que Marshall interpretó como paracónido lo que aquí es considerado la cresta anterior del trigónido del m1, la cual sí tiene la ubicación mencionada por este autor. En cuanto al carácter 9 Marshall incluyó la presencia y gran desarrollo del metacónido por oposición a la ausencia de esta cúspide en los Abderitidae, el grupo hermano de los Palaeothentidae; sin embargo, como se discutió en la descripción de los caracteres (capítulo V, 1.3), el metacónido sí está presente en el m1 de los Abderitidae. Por otro lado, el metacónido en los Palaeothentidae está normalmente desarrollado en comparación con los restantes Paucituberculata, a excepción de los Abderitidae en donde es pequeño. Los caracteres 12 y 13, y en parte el carácter 11, fueron mencionados por Marshall también como diagnósticos de los Abderitidae; la escasa profundidad de las cuencas de los molares inferiores fue mencionada por Marshall por oposición a las cuencas profundas de los Caenolestinae; como se mencionó más arriba estas dos formas de las cuencas de los talónidos se deben a la combinación de la morfología de la crístida oblicua y de la entocrístida. Por otro lado el análisis morfométrico mostró que, al igual que lo que ocurre con los abderítidos, los trigónidos y talónidos de los m2-3 no son subiguales sino, más bien, el trigónido tiende a ser más corto que el talónido, especialmente en el m3. En cuanto al carácter 13, la ausencia de paracónido en el m2, resulta ser una sinapomorfía ambigua para esta familia y es ratificado aquí como rasgo diagnóstico; entre los paleoténtidos este carácter revierte en *T. rothi*. Los P1-2 son poco comparables con los restantes paucituberculados, por lo tanto los caracteres 14 y 15 no resultan diagnósticos para la familia (una comparación detallada de los mismos se brinda en este capítulo, punto 1.3.5.2.2.b). Los caracteres relacionados a la morfología del P3 (caracteres 16 y 17) fueron formulados por Marshall desconociendo la serie completa P3-M4 de los Abderitidae y considerando como M1 lo que actualmente se sabe es el P3. De esta manera, consideró que el P3 era enorme en los Palaeothentidae y que sólo ellos presentaban un P3 ensanchado en su mitad posterior. El análisis morfométrico realizado en este trabajo muestra que el P3 de los paleoténtidos es moderadamente desarrollado. El ensanchamiento posterior del P3 resultó un carácter generalizado entre los paleotentoideos (excepto los Pichipilidae y Decastinae). Los caracteres 4, 10, 18, 19, 20, 22 y 23 también son rasgos generalizados para el orden y, por lo tanto, de poco valor diagnóstico para los Palaeothentidae; por lo tanto, no fueron incluidos en la presente diagnosis. La morfología cortante del borde labial de los molares superiores (carácter 18) está relacionada con la compresión labiolingual de las estilares, un carácter que resultó una sinapomorfía de los Paucituberculata no basales, y por lo tanto, constituye un rasgo plesiomorfo para los Palaeothentidae. La presencia de un cóngulo anterior en el M1 (carácter 19), sólo está ausente sólo en los Caenolestidae. El “cónulo intermedio” (*i.e.* metacono, carácter 20) está sólo ausente en *Abderites*. En cuanto al carácter 22 la superficie

posterolingual del P3 es el antagonista oclusal del trigónido del m1, tal como lo es en todos los Paucituberculata. Finalmente, el carácter 23, además de ser poco comparable, está presente en la gran mayoría de los paucituberculados; el estado derivado relativo a la presencia de vacuidades anteorbitales se observa en la mayoría de las especies vivientes de Caenolestidae (véase la descripción del carácter 1 de este análisis).

La diagnosis de los Palaeothentidae de Bown y Fleagle (1993) incluyó dos caracteres que los autores consideraron sinapomorfias de la familia: (a) protocrístida confluyente con la crístida oblicua en el metacónido o, si la protocrístida no está unida al metacónido, terminando anteriormente en una equivalente posición lingual y (b) M2-4/m2-4 más pequeños que el M1/m1 y de tamaño progresivamente menores hacia atrás. Estos caracteres fueron discutidos previamente en relación a los resultados del análisis morfométrico y se concluyó que sólo en los Decastinae existe efectivamente un gradiente marcado de reducción desde el m2 al m4. Además Bown y Fleagle (1993) señalaron una serie de rasgos que diferenciaría a los Palaeothentidae de Caenolestidae y Abderitidae. Como rasgos diagnósticos que los diferenciarían de los Caenolestidae incluyeron los caracteres 1-2, 5, 8, 14, 16 y 23 previamente dados por Marshall (1980) y en relación a los Abderitidae los caracteres 9 y 10 también propuestos anteriormente por Marshall (1980). Todos estos rasgos fueron discutidos más arriba, en relación a los resultados de los presentes análisis filogenético y morfométrico. Otros caracteres dados por Bown y Fleagle se discuten a continuación: (a) presencia de paracónido en los m2-3 de las especies generalizadas y (b) M1-3 con plataforma del hipocono elevada por sobre la cuenca del trigono. El primero de estos dos ya fue ya analizado más arriba: sólo *T. rothi* presenta paracónido en los m2-3. El segundo se refiere a la estructura de los molares superiores que aquí se ha homologado con el metacónulo; un metacónulo alto en relación al protocono es un carácter generalizado entre los pleotentoideos no Pichipilidae y por lo tanto se considera un rasgo poco diagnóstico de la familia.

La diagnosis de la familia que se brinda en este trabajo incluye una sinapomorfia no ambigua, y tres sinapomorfias ambiguas. La orientación de la postparacrístida en sentido anterolabial a posterolingual diagnostica inambiguamente a la familia. La ausencia de paracónido en el m2, la ubicación del metacono en la mitad anterior de la StC+D y la presencia de una cúspide premetaconular resultaron sinapomorfias ambiguas debido a que fueron no comparables en *Carlothentes chubutensis*. Esta especie, que se discute a continuación, constituye el taxón basal del clado Palaeothentidae y es conocida sólo por su holotipo, una rama mandibular con los molares algo gastados; por lo tanto los tres últimos caracteres mencionados resultaron no comparables en ella y se resolvieron ambiguamente en la base del clado Palaeothentidae. La ausencia de paracónido en el m2 revirtió solamente en *T. rothi*; en los m2-3 de esta especie el paracono, aunque muy reducido, se ubica inmediatamente por delante del metacono (véase Lám. 12, O). En cuanto a la posición del metacono, su ubicación en la mitad anterior de la StC+D, ocurre, no sólo en los Palaeothentidae, sino también en los Pichipilidae y en los cenoléstidos vivientes. La cúspide de la cresta premetaconular está presente también en *P. lucina*. Entre los palaeoténtidos esta cúspide es de un tamaño proporcional mucho menor y, además, sus dimensiones varían dentro del grupo; en *P. primus*, por ejemplo, es relativamente más grande que



en los restantes *Palaeothentes* y sobre todo que en los acdestinos donde es muy pequeña (e.g., *T. rothi*).

*Carlothentes* Bown y Fleagle, 1993

*Epanorthus* Ameghino, 1897, pág. 500 (*partim*).

*Palaeothentes* Loomis, 1914, pág. 221; Patterson y Marshall, 1978, pág. 85; Marshall, 1980, pág. 85.

**Especie tipo.** *Carlothentes chubutensis* Bown y Fleagle, 1993

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno, Patagonia.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

**Comentarios.** Bown y Fleagle (1993) incluyeron en sinonimia con *Carlothentes* a *Palaepanorthus* Ameghino, 1902. Sin embargo, Ameghino nunca refirió la especie *chubutensis* al género *Palaepanorthus*. La especie tipo, y única especie de *Palaepanorthus*, *P. primus*, es discutida más adelante.

**1.3.5.1** *Carlothentes chubutensis* (Ameghino, 1897) Bown y Fleagle, 1993

Lám. 9, fig. A

*Carlothentes chubutensis* Bown y Fleagle, 1993, pág. 29.

*Epanorthus chubutensis* Ameghino, 1897, pág. 500, fig. 77; 1898, pág. 186; 1900, pág. 212.

*Palaeothentes chubutensis* Loomis, 1914, pág. 221, fig. 145; Patterson y Marshall, 1978, pág. 85, fig. 20; Marshall, 1980, pág. 85, fig. 28.

**Tipo.** MACN 52-378, rama mandibular derecha con la raíz posterior del ?p2, p3-m2 y m4 completos (Loomis, 1914, fig. 145; Patterson y Marshall, 1978, fig. 20; Marshall, 1980, fig. 28; Lám. 9, fig. A de este trabajo).

**Hipodigma.** El tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Tardío, Edad-mamífero Deseandense, Fm. Sarmiento. Localidad Cabeza Blanca, Pcia. del Chubut, Argentina. No se tiene certeza sobre la

localidad de proveniencia de *C. chubutensis* ya que Ameghino sólo mencionó que esta especie provenía de las capas con *Pyroterium* (Ameghino, 1897, 1900). Patterson y Marshall (1978), Marshall (1980) y Bown y Fleagle (1993) sugirieron como probable localidad de origen a Cabeza Blanca.

**Medidas.** Tabla 17.

**Diagnosis.** *Carlothentes chubutensis* se diferencia de los restantes paleoténtidos por la siguiente combinación de caracteres: (1) paracónido del m1 moderadamente desarrollado, (2) m1 con el metacónido muy retrasado y los para- y metacónido distanciados y (3) entocrístida del m2 paralela al eje anteroposterior del molar.

**Descripción y comentarios.** *Carlothentes chubutensis* fue el primer Palaeothentidae descrito para niveles deseadenses de Patagonia. En la diagnosis original de esta especie, Ameghino (1897) había señalado como rasgo principal su gran tamaño, mayor que cualquier otra especie del género, similar al de *Epanorthus aratae* (= *Pálaeothentes aratae*); de esta última especie se diferenciaría, según este autor, por su rama mandibular proporcionalmente más alta y fuerte. *C. chubutensis* fue caracterizada del mismo modo por Patterson y Marshall (1978) y Marshall (1980) pero sumando como rasgo diagnóstico el gran tamaño del p3. Loomis (1914), Patterson y Marshall (1978) y Marshall (1980) consideraron que *Palaepanorthus chubutensis* Ameghino, 1902 constituía un sinónimo de *Palaeothentes chubutensis*; sin embargo, Ameghino nunca refirió la especie *chubutensis* al género *Palaepanorthus*.

*C. chubutensis* presenta un gran p3, de proporciones, en relación al m1, similares al de *P. marshalli*; su gran tamaño se debe principalmente a que es proporcionalmente largo. Además de su tamaño, el p3 se caracteriza por presentar una cresta posterolingual muy fuerte, similar al desarrollo de esta cresta en algunas especies de *Pilchenia* como *P. intermedia* y *P. antiqua*, pero menos fuerte que en *P. boliviensis*. Loomis (1914) había señalado como rasgo característico de *C. chubutensis*, el pequeño tamaño del p3. Esta apreciación se debió, posiblemente, a que este autor realizó la diagnosis basándose en el dibujo del tipo publicado por Ameghino (1897, fig. 77) más que en el espécimen tipo; el dibujo presentado por Ameghino no refleja exactamente la morfología del MACN 52-378 ya que muestra un p3 con un tamaño proporcional mucho menor al original; por otro lado, el dibujo presentado por Loomis (1914, fig. 145) muestra al m3 en posición, mientras que este molar estuvo ausente ya cuando fue estudiado por Ameghino. El m1 en *C. chubutensis* es un diente de gran tamaño en relación a los restantes de la serie molar; comparado con las especies de paleoténtidos con grandes m1, la relación de tamaños m1-2 es mayor que en, por ejemplo, *P. aratae*, pero menor o igual que en *P. marshalli*. El trigónido del m1 es más largo que el talónido, proporción que se asemeja a la de los m1 de otras especies de paleoténtidos como *P. aratae* y *P. marshalli*. El paracónido del m1 es una cúspide robusta y prominente, una característica diagnóstica de *C. chubutensis* que es compartida con las especies de *Pilchenia*. Anteriormente, en la base del paracónido, entre esta cúspide y la cresta

anterior se forma una muesca que aloja a la porción posterior del p3. La cresta anterior del trigónido está separada por un valle poco profundo del paracónido. Labialmente y en su continuidad con la base de la corona, la cresta anterior forma una muesca por detrás de la porción posterior del p3. La porción posterior del p3, entonces, se ubica por debajo de la cara anterior del trigónido, de forma que quedan en contacto la cresta posterolingual del p3 con la base del paracónido y la cresta anterior del trigónido del m1 con la cresta posterolabial del p3. Otro rasgo que aquí se consideró diagnóstico es la estructura del trigónido del m1 en donde el metacónido está marcadamente retrasado respecto del protocónido y los para- y metacónido están distanciados. Esta disposición de las cúspides del trigónido del m1 también está presente en *P. boliviensis*, *Palaepanorthus* y *Palaeothentes*, mientras que en los decastinos los para- y metacónido están sumamente distanciados. Bown y Fleagle (1993) mencionaron como rasgo diagnóstico la forma “quebrada” de la crístida oblicua del m1; sin embargo, esa morfología podría constituir su artefacto producto del desgaste, por lo tanto, ese rasgo no fue incluido como carácter en la diagnosis actual. El m2 se encuentra muy deteriorado por lo que resulta imposible verificar la presencia de paracónido que había sido sugerida por Bown y Fleagle (1993). No obstante, por lo que se ha preservado puede decirse que la entocrístida fue recta y paralela al eje anteroposterior del molar. Esta orientación (carácter diagnóstico 3) difiere de la presente en los restantes Palaeothentidae donde puede ser curvada hacia la cuenca del talónido (*Palaeothentes*) o ligeramente curva en el m2 (*Palaepanorthus* y los decastinos). En los Abderitidae y en palaeotentoideos más basales como *Pilchenia* y “*Perulestes*” la entocrístida es recta como en *C. chubutensis*. El m4 es demasiado fragmentario como para determinar otros rasgos morfológicos más allá de su tamaño. En cuanto a sus dimensiones, el m4 fue un diente pequeño en relación a los molares anteriores; en particular la diferencia de tamaños m2-4 fue grande y similar a la de *P. primus*.

Marshall (1980) sostuvo que *C. chubutensis* compartió con *P. boliviensis* un ancestro común más cercano que con cualquier otro paleotentino y que, a su vez, *C. chubutensis* constituyó el ancestro de *P. aratae*. Bown y Fleagle (1993) por su parte, propusieron a *C. chubutensis* como un taxón basal a todos los paleotentinos (incluyendo a *P. lucina* y *P. boliviensis*) con excepción de *Propalaeothentes* (= *Palaeothentes*). Todas estas hipótesis fueron rechazadas por la filogenia realizada en esta revisión (véase capítulo V, 3.8). *C. chubutensis* resultó por fuera de los Palaeothentinae como taxón basal de Decastinae + Palaeothentinae.

### 1.3.5.2

#### Subfamilia PALAEOTHENTINAE Sinclair, 1906

Palaeothentinae Sinclair, 1906, pág. 417 (*partim*); Bown y Fleagle 1993, pág. 29.

Epanorthidae Ameghino, 1893, pág. 79; 1894, pág. 344 (*partim*); Trouessart, 1898, 1202 (*partim*)

#### Géneros incluidos.

*Palaeothentes* Ameghino, 1887, pág. 5

*Palaepanorthus* Ameghino, 1902c, pág. 123

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Los Palaeothentinae se diferencian de los Decastinae por la siguiente combinación de caracteres dentarios: (1) paracónido del m1 reducido; (2) escasa diferencia en ancho entre las cúspides y la base de las coronas de los m2-3; (3) metacónido bien retrasado respecto del protocónido, el para- y el metacónido distanciados, (4) cingulo anterior del M1 corto y ancho y (5) cúspides labiales StC+D y StB enfrentadas con el protocono y metacónulo siguiendo ejes perpendiculares a los anteroposteriores de los molares.

**Comentarios:** En esta diagnosis los dos primeros caracteres son sinapomorfias no ambiguas del clado Palaeothentinae; el carácter 2 revierte en *Palaeothentes lemoinei* y *Palaeothentes aratae*. El carácter 3 es un rasgo primitivo para lo paleotentininos, que constituye una sinapomorfia ambigua del clado que tiene a *Sasawatsu* como taxón basal; además, está presente en *P. boliviensis* y *C. chubutensis*. El cuarto carácter diagnóstico, es también un rasgo plesiomorfo que está presente, entre los paleotentoideos, en *P. cardichi*, *Pilchenia* y *P. bicrispatus*. El último es un carácter generalizado entre los palaeotentoideos (excepto los Pichipilidae). En el grupo hermano de los Palaeothentinae, los Decastinae, el protocono se ubica retrasado respecto de la StB, por lo que los ápices de estas cúspides no se ubican en un eje perpendicular al anteroposterior del molar (cf. fig. 7 A-C y E).

*Palaepanorthus* Ameghino, 1902c

*Palaepanorthus* Ameghino, 1901, pág. 77 (*nomen nudum*); 1902c, pág. 123.

*Palaeothentes* Marshall, 1980, pág. 69; Bown y Fleagle, 1993, pág. 31, fig. 24.1.

*Parabderites* Ameghino, 1902c, pág. 122 (*partim*).

**Especie tipo.** *Palaepanorthus primus* Ameghino 1902c.

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno, Patagonia central.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo y única incluida en el género.

**Comentarios.** Sobre la sinonimia entre *Palaepanorthus primus* y *Parabderites invelatus* véase en este capítulo más adelante.

1.3.5.2.1.

*Palaepanorthus primus* Ameghino, 1902c

Lám. 9, fig. B-E

*Palaepanorthus primus* Ameghino 1901, pág. 77, *nomen nudum*; 1902c, pág. 123.

*Palaeothenes primus* Marshall, 1980, pág. 69, fig. 21; Bown y Fleagle, 1993, pág. 31, fig. 24-1.

*Parabderites invelatus* Ameghino 1902c, pág. 122.

Tipo de *Palaepanorthus primus* MACN 52-373a rama mandibular izquierda con los alvéolos del i2, 2s y am4.

Tipo de *Parabderites invelatus* MACN A 52-38, rama mandibular derecha con m2-4 muy gastados.

**Hipodigma.** Los ejemplares tipo y los MACN 52-370c rama mandibular derecha con alvéolos del p2 y p3 entero; MACN 52-373 b, rama mandibular izquierda con las raíces del p3, m1-3 completos y alvéolos del m4 (según Marshall posible cotipo; Lám 9, figs. B-C); MACN 52-373c, i2 aislado; MACN 52-373 d, i2 aislado; MACN 52-377a, rama mandibular derecha con alvéolo del 2as, p3-m3 enteros y alvéolos del m4 (Marshall, 1980, fig. 21; Bown y Fleagle, 1993, fig. 24-1); MLP 77-VI-13-2, fragmento mandibular derecho con m1-3; MLP 77-VI-13-16, rama mandibular izquierda con m1-2; MLP 77-VI-13-17, rama mandibular derecha con p3-m4 fragmentarios; MLP 77-VI-13-22, fragmento mandibular izquierdo con ai2-3, 3as, p3 entero, am1 y m2-3 enteros; MLP 82-V-2-108, rama mandibular derecha con ai2-3, 3as, p3-m3 completos y rm4; MLP 82-V-2-120, m2 derecho; MLP 85-VII-3-3, rama mandibular izquierda con m2-3; MLP 85-VII-3-31, fragmento mandibular izquierdo con ai2-3, 3as y p3-m4 completos; MLP 85-VII-3-107, fragmento mandibular izquierdo con ai2, 3as, p3 entero y am1; MLP 96-XI-12-1, rama mandibular izquierda con porción basal de i2, 3as, p3-m4 completos; MLP 92-X-10-13 rama mandibular izquierda con ai2-3, 3as, p3 completo, alvéolos del m1 y m2-4 completos; MPEF-PV 4531, m3 derecho; MPEF-PV 4532, m2 izquierdo; MPEF-PV 4534, M1 derecho; MPEF-PV 4535, M1 derecho; MPEF-PV 4536, M1 derecho; MPEF-PV 4537, m3 derecho; MPEF-PV 4540, M3 derecho; MPEF-PV 4544, M1 derecho; MPEF-PV 4551, m2 derecho; MPEF-PV 4554, m1 izquierdo; MPEF-PV 4556, m1 derecho; MPEF-PV 4557, M2 derecho; MPEF-PV 4561, M2 derecho; MPEF-PV 4562, M1 derecho; MPEF-PV 4563, M1 izquierdo; MPEF-PV 4565, m2 derecho; MPEF-PV 4567, m1 izquierdo; MPEF-PV 4570, M2 izquierdo; MPEF-PV 4572, m1 izquierdo; MPEF-PV 4573, m2 derecho; MPEF-PV 4576, m3 derecho; MPEF-PV 4578, m1 derecho; MPEF-PV 4581, m1 derecho; MPEF-PV 4583, m2 derecho; MPEF-PV 4586, m3 izquierdo; MPEF-PV 4587, M3 derecho; MPEF-PV 4588, M3 izquierdo; MPEF-PV 4590, M3 izquierdo; MPEF-PV 4591, m3 derecho; MPEF-PV 4593, M1 izquierdo; MPEF-PV 4598, M1 derecho; MPEF-PV 4599, m2 derecho;

MPEF-PV 4601, M1 derecho; MPEF-PV 4602, M1 derecho; MPEF-PV 4604, M1 derecho; MPEF-PV 4605, M3 izquierdo; MPEF-PV 4606, M2 derecho; MPEF-PV 4610, M2 derecho; MPEF-PV 4616, M3 derecho; MPEF-PV 4619, M1 izquierdo; MPEF-PV 4620, M3 izquierdo; MPEF-PV 4621, m1 derecho; MPEF-PV 4627, fragmento de M1 derecho; MPEF-PV 4628, M1 derecho; MPEF-PV 4630, m2 derecho; MPEF-PV 4631, m4 derecho; MPEF-PV 4632, m1, derecho; MPEF-PV 4636, m2 derecho; MPEF-PV 4637, m1 derecho; MPEF-PV 4638, M1 derecho; MPEF-PV 4641, M2 derecho; MPEF-PV 4642, M2 derecho; MPEF-PV 4643, M1 derecho; MPEF-PV 4650, fragmento de M2 izquierdo; MPEF-PV 4652, M1 izquierdo (Lám.9, figs. D-E); MPEF-PV 4654, M3 izquierdo; MPEF-PV 4655, M1 izquierdo; MPEF-PV 4657, m1 izquierdo; MPEF-PV 4658, rama mandibular izquierda con am1, m2-3 enterosa y am4; MPEF-PV 4660, fragmento mandibular derecho con m3-4; MPEF-PV 4661, rama mandibular derecha con p3-m1; MPEF-PV 4662, maxilar derecho con M2-4; MPEF-PV 4663, rama mandibular derecha con m3; MPEF-PV 4664, fragmento mandibular derecho con porción basal de i2, 3as, p3 entero y am1; MPEF-PV 4665, m1 izquierdo; MPEF-PV 4666, m2 derecho; MPEF-PV 4668, m3 derecho; MPEF-PV 4669, m3 izquierdo; MPEF-PV 4672, m4 derecho; MPEF-PV 4673, m1 derecho; MPEF-PV 4675, m3 izquierdo; MPEF-PV 4678, m2 derecho; MPEF-PV 4680, m1 derecho; MPEF-PV 4681, fragmento mandibular derecho con m2, fragmento de m3 y alvéolos del m4; MPEF-PV 4682, fragmento mandibular izquierdo con m1-2; MPEF-PV 5670f, m1 derecho; MPEF-PV 5670b, m2 derecho; MPEF-PV 5670g, m1 derecho; MPEF-PV 5688a, m1 derecho; MPEF-PV 5688b, M1 derecho; MPEF-PV 5836, rama mandibular izquierda con alvéolos del i2, 2as, p3-m2 completos y m3-4 parcialmente preservados; MPEF-PV 5853, fragmento mandibular izquierdo con m2-3 y alvéolos del m4; MPEF-PV 5857, fragmento mandibular derecho con 3as, rp3 y am1; MPEF-PV 5875, maxilar izquierdo con alvéolos del M1 y M2-4 completos; Ar 99-434, rama mandibular izquierda con m1-2;.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Mbo. Colhué-Huapí, Fm. Sarmiento. Localidad Gran Barranca, Pcia. del Chubut.

**Medidas.** Tablas 17 y 19a.

**Diagnosis.** *Palaepanorthus primus* se diferencia de los restantes Palaeothentinae por los siguientes caracteres: (1) entocrístida del m2 curva hacia la cuenca del talónido y entocrístida del m3 recta y (2) crístida oblicua de los m2-3 dirigida hacia un punto labial a la muesca de la protocristida.

### **Descripción de los nuevos ejemplares**

#### **Dentición inferior**

Las nuevas colecciones de paleoténtidos colhuehuapenses cuenta con restos sumamente completos referibles a *P. primus* (e.g. MLP 82-V-2-108 y MLP 96-XI-12-1). En varios ejemplares se preservaron los alvéolos de los dientes antemolares, a partir de los cuales se pudo establecer que la

cantidad de dientes por delante del m1 fue de seis. Además, en el MLP 92-X-10-13 se pudo observar claramente la condición *staggered* del i3; en este ejemplar al alvéolo del i3 le falta parte de la pared lingual, lo que permite apreciar como la raíz de este incisivo se extendía lingualmente respecto del i2 y el diente inmediato posterior. Los p3 presentan cierta variación de tamaños, desde proporcionalmente pequeños en relación al m1 (MPEF-PV 4661) a relativamente grandes (MLP 85-VII-3-31). Gracias a la gran cantidad de ejemplares que preservaron el p3 se pudo constatar el carácter polimórfico de presencia (*e.g.* MLP 92-X-10-13) y ausencia (*e.g.* MPEF-PV 4661) de cúspide anterobasal. Los trigónidos de los m1 presentan la misma estructura que en *Palaeothentes* en cuanto a disposición de las cúspides principales y tamaños relativos entre ellas. Bown y Fleagle (1993) habían señalado que el trigónido del m1 era en *P. primus* del tipo 4 (véase capítulo V, 1.3, carácter 21), rasgo que incluyeron en su diagnóstico; sin embargo, en este trabajo no se apreciaron en *P. primus* las características que definen ese tipo de trigónido, por lo que no fue incluido como rasgo diagnóstico de esta especie. Si bien existe cierta variabilidad en el tamaño de la cresta anterior del m1 ésta es de desarrollo moderado, es decir no es reducida como en la mayoría de los acdestinos ni robusta como en *C. chubutensis* y *Pilchenia*, y en este sentido es similar a la de *Palaeothentes*. Los m2-3 de *P. primus* se caracterizan por la ausencia de paracónido, la forma ligeramente oblicua de la entocrístida del m2 y recta en el m3 y el extremo distal de la crístida oblicua dirigido hacia un punto labial a la muesca de la protocrístida. La postparacrístida esta orientada, en ambos molares en sentido oblicuo anterolabial a posterolingual (aunque existe cierta variación como la que se describe más adelante para el morfo1). La cresta posterior al metacónido está bien desarrollada en los m2-3, llegando en muchos m3 a contactar el extremo anterior de la entocrístida. La corona de los molares no son basalmente anchas, como ocurre por ejemplo, en algunas especies de *Palaeothentes* (*P. lemoinei*, *P. aratae*) y en los decaestinos, sino que son más bien gráciles y, en este sentido similares a *P. intermedius* y *P. marshalli*. Los m4 presentan un tamaño proporcional en relación a los m2 y m3 semejante, entre las especies de *Palaeothentes*, al del m4 de *P. aratae* (ver Tabla 9.a.)

En los m2 del morfo 2 existe cierta variación en cuanto al largo de la entocrístida, sin embargo a pesar de esta variación su desarrollo es distinto (*i.e.* mas larga) que la presente en la especie contemporánea *P. marshalli* y de otras posteriores como *P. intermedius*.

### **Molares superiores.**

Para *P. primus* aun no se conocen los dientes antemolares superiores. En cambio, la serie molar pudo ser reconstruida a partir de escasos restos maxilares portadores de dientes (MPEF-PV 4662 y MPEF-PV 5875) y gran cantidad de molares aislados. Los M1, son en muchos aspectos similares a los de *Palaeothentes*. Al igual que en este último, los M1 son cuadrangulares y presentan metacónulos grandes, en la cara anterior se halla un cingulo corto (*i.e.* no sobrepasa el extremo labial de la preprotocrístida) y la StB es mas grande que la StC+D. Con relación al cingulo anterior cabe aclarar que existe cierta variación; en algunos ejemplares (*e.g.* MPEF-PV 4535) es más ancho y se une al extremo distal de la preprotocrista y en otros (*e.g.* MPEF-PV 4644) también se une al extremo labial

de la preprotocrista, pero es más estrecho y se continúa un poco hacia la base de la corona más allá de su unión con la preprotocrístida; morfologías intermedias a las descritas también pueden ocurrir (e.g. MPEF-PV 4601). Entre las especies de *Palaeothentes* el paracono del M1 está presente sólo en *P. aratae*, *P. marshalli* y *P. migueli*, y en el M2 sólo ocurre en estas dos últimas especies. En comparación con *P. aratae*, en *P. primus* los para- y metacono del M1 son proporcionalmente más grandes (en relación a las estilares) y las crestas de cada cúspide son más notorias. En el M2 de *P. primus* los para- y metacono son conspicuos mientras que en *P. aratae* el metacono es proporcionalmente más pequeño y el paracono está ausente. Los M1-2 de *P. marshalli* y *P. migueli* no se diferencian de los de *P. primus* en cuanto al tamaño proporcional de los para- y metacono ni de la cúspide de la cresta premetaconular. En los molares superiores de *P. primus* la cúspide de la cresta premetaconular es, en la gran mayoría de los ejemplares, grande. Dada la cantidad de M1 con los que se contó en esta revisión se pudo notar que el grado de desarrollo de la cúspide premetaconular y su relación con la cresta premetaconular y metacónulo son variables y no sigue un patrón definido. Por ejemplo, puede estar sumamente reducida y ubicada en la cresta premetaconular (MPEF-PV 4655), muy desarrollada, ubicada anteriormente en la pared del metacónulo y unida por una delicada cresta a la cresta premetaconular (MPEF-PV 4652) o, en otros casos, puede estar expresada como una pequeña arruga de esmalte, también en la cara anterior del metacónulo y unida tanto a la cresta premetaconular así como también a una serie de arrugas de esmalte existentes en la base del metacono (MPEF-PV 4628).

Los M2-3 tienen metacónulos moderadamente desarrollados a grandes (ver más abajo la descripción de los morfos); estos molares también son variables en cuanto al tamaño de la cúspide de la cresta premetaconular. Los para- y metacono están presentes en ambos. La presencia de paracono en el M2 diferencia a *P. primus* de los paleotentinos *P. aratae*, *P. minutus*, *P. intermedius* y *P. lemoinei* pero no lo diferencia de *P. marshalli*; las comparaciones con *P. migueli* no se pueden efectuar debido a que no se conocen M2 para esta última especie. En el M3, a diferencia de cualquier otro *Palaeothentidae*, el paracono está presente.

En la dentición superior conocida de *P. primus* y *P. marshalli* no existen diferencias. El P3 de *P. marshalli* presenta una gran superficie cortante posterior que se corresponde con el gran desarrollo del trigónido del m1. Sin embargo, esta característica de la dentición superior de *P. marshalli* no se puede comparar con *P. primus* del cual se desconocen los P3.

Actualmente se cuenta con una gran cantidad de especímenes asignados a *P. primus*, las nuevas colecciones han triplicado la cantidad de ejemplares conocidos con anterioridad. Esta gran cantidad de restos mandibulares, maxilares y molares aislados a permitido reconocer cierta variabilidad intraespecífica. Dicha variabilidad se expresa tanto en la dentición superior como inferior por lo que a continuación se refiere a ella en forma de "morfos". Aquí se refiere como morfo a un conjunto de especímenes, todos considerados coespecíficos, que se diferencian del resto por presentar ciertos rasgos distintivos menores. Se reconocieron dos morfos provenientes de la localidad de Gran



Barranca. A continuación se detallan algunos rasgos que los distinguen y los ejemplares que fueron referidos a cada uno:

**Morfo 1.** Los molares inferiores del morfo 1 se diferencian de los del morfo 2 principalmente por su mayor tamaño y robustez. En los m2 del morfo 1 existe cierta variación en cuanto a la mayor o menor proximidad del metacónido con la pared posterior del m1. En la mayoría el metacónido está ubicado muy cercanamente a la pared posterior del m1 de forma que la premetacrista es algo menos oblicua al eje anteroposterior del molar (ejemplares MACN 52-377a, MPEF-PV 5670 b, MPEF-PV 4630). En otros ejemplares, en cambio, (*e.g.* MLP 85-VII-3-31) el metacónido no es tan próximo a la pared posterior del m1 y la postparacristida es más oblicua al eje anteroposterior del molar; en estos rasgos los m2 del morfo 1 son semejantes a las del morfo 2. A diferencia de los m2, los m3 de ambos morfos no presentan diferencias excepto su tamaño relativo; todos se caracterizan por presentar un trigónido proporcionalmente corto respecto del talónido y una larga entocrístida que contacta el extremo posterior de la cresta posterior del metacónido de modo que se forma un filo continuo entre ambas crístidas. El maxilar asignable al morfo 1 (MPEF-PV 4662) es más robusto que el asignado al morfo 2 (MPEF-PV 5875) y concuerda en oclusión con la dentición inferior agrupada aquí. Los molares superiores se diferencian de los del morfo 2 por su mayor tamaño y, en el caso de los M2, por presentar metacónulos menos expandidos lingualmente, cúspide premetaconular muy poco desarrollada a ausente y protoconos más agudos (son más triangulares en vista oclusal).

Ejemplares referidos. Mandíbulas: MLP 85-VII-3-107; MLP 77-VI-13-2; Ar 99-434; MLP 77-VI-13-17; MPEF-PV 4661; MACN 52-377a, MLP 82-V-2-108; MLP 85-VII-3-31; MLP Hebe; MLP 92-X-10-13; MPEF-PV 4681. Maxilar: MPEF-PV 4662. Molares aislados: MPEF-PV 4632; MPEF-PV 4578; MPEF-PV 4636; MPEF-PV 4678; MPEF-PV 4630; MPEF-PV 4599; MPEF-PV 4565; MPEF-PV 5670b; MPEF-PV 4537; MPEF-PV 4675; MPEF-PV 4669; MPEF-PV 4591; MPEF-PV 4638; MPEF-PV 4619; MPEF-PV 5688b; MPEF-PV 4627; MPEF-PV 4650; MPEF-PV 4641; MPEF-PV 4557; MPEF-PV 4605; MPEF-PV 4654; MPEF-PV 4590; MPEF-PV 4606.

**Morfo 2.** Es más pequeño y grácil que el morfo 1 y, de algún modo, existe más homogeneidad morfológica en los molares inferiores; los m2 pueden presentar la entocrístida más larga y paralela a la serie dentaria o algo menos larga y más oblicua. Los M2 presentan metacónulos más amplios, con cúspide premetaconular más desarrollada y protoconos menos agudos (son menos triangulares en vista oclusal).

Ejemplares referidos. Mandíbulas: MPEF-PV 4663; MPEF-PV 4658; MLP 85-VII-3-3; MACN 52-373 b; MLP 77-VI-13-22; MLP 77-VI-13-16; MPEF-PV 5853; MPEF-PV 5836; MPEF-PV 4660. Maxilares: MPEF-PV 5875. Molares aislados: MPEF-PV 4652; MPEF-PV 4665; MPEF-PV 4657; MPEF-PV 4680; MPEF-PV 4572; MPEF-PV 5670g; MPEF-PV 4621; MPEF-PV 4673; MPEF-PV 5688a; MPEF-PV 5670f; MPEF-PV 4567; MPEF-PV 4637; MPEF-PV 4581; MPEF-PV 4556; MPEF-PV 4554; MPEF-PV 4583; MPEF-PV 4551; MPEF-PV 4532; MLP 82-V-2-120; MPEF-PV 4573; MPEF-PV 4666; MPEF-PV 4531; MPEF-PV 4668; MPEF-PV 4576; MPEF-PV 4586; MPEF-

PV 4672; MPEF-PV 4631; MPEF-PV 4535; MPEF-PV 4536; MPEF-PV 4544; MPEF-PV 4601; MPEF-PV 4534; MPEF-PV 4643; MPEF-PV 4598; MPEF-PV 4604; MPEF-PV 4593; MPEF-PV 4655; MPEF-PV 4563; MPEF-PV 4602; MPEF-PV 4562; MPEF-PV 4628; MPEF-PV 4642; MPEF-PV 4570; MPEF-PV 4620; MPEF-PV 4588; MPEF-PV 4616; MPEF-PV 4540; MPEF-PV 4587; MPEF-PV 4561; MPEF-PV 4610.

### **Comentarios taxonómicos.**

Ameghino en 1901 dio a conocer el género *Palaepanorthus* e incluyó en él dos especies, *P. primus* y *P. secundus*; en dicho trabajo no dió una diagnosis del género, ni de las especies, solamente incluyó a los nuevos taxones en un listado de especies provenientes de sus "*Couches á Colpodon*". Dado que el género y las nuevas especies no fueron diagnosticadas, ni figuradas en esa primera publicación, se considera al nombre genérico y de las especies, *nomen nudum*. Una diagnosis genérica formal fue dada posteriormente; en ella Ameghino (1902c) señaló como rasgos principales de *Palaepanorthus* la presencia de un tercer molar muy pequeño (*i.e.* p3) que presentaba un tubérculo posterior, corona subcónica y se encontraba implantado oblicuamente respecto de la hilera dentaria. Por la descripción dada por este autor, cinco alvéolos estaban presentes por delante de este premolar. El número de dientes anteriores al p3 (once dientes) diferenciaría, según Ameghino, a este género de *Epanorthus* (diez dientes). Conjuntamente con la diagnosis de *Palaepanorthus* realizó una diagnosis de *P. primus*, pero no de *P. secundus*. Para *P. primus* sólo señaló como características distintivas las medidas de la serie dentaria y la altura mandibular. *P. secundus*, luego de su mención en Ameghino 1901, no volvió a ser citado.

Posteriormente a los trabajos de Ameghino *P. primus* fue referido a *Palaeothentes* y *Palaepanorthus* fue considerado así un sinónimo junior de *Palaeothentes* (Marshall, 1980; Bown y Fleagle, 1993). Entre los rasgos distintivos de *P. primus* se mencionaron su mayor tamaño total y del del p3 comparado con *P. intermedius* (Marshall, 1980), el menor índice área m3/área m2 en relación a la especie contemporánea *Palaeothentes marshalli* y el mayor tamaño total que la también contemporánea *Palaeothentes migueli* (Bown y Fleagle, 1993); de la mayoría de los paleotentininos se diferenciaría por la escasa profundidad de la separación entre lo que se interpreta aquí como paracónido y la cresta anterior del trigónido del m1 y de *P. aratae* por su menor tamaño. Todas estas diferencias entre *Palaepanorthus* y las especies de *Palaeothentes* también han sido observadas en este trabajo, pero fueron considerados diagnósticos aquellos caracteres que distinguen a *Palaepanorthus* del clado *Palaeothentes*. En la filogenia presentada todos esos rasgos constituyen caracteres primitivos: entocrístida del m2 curva hacia la cuenca del talónido y entocrístida del m3 recta y crístida oblicua de los m2-3 dirigida hacia un punto labial a la muesca de la protocristida. Los dos caracteres están presentes también en los Decastinae. El primero se resolvió como una sinapomorfía que reunió a decastinos y palaeotentininos. El segundo es un rasgo generalizado en los Paucituberculata, el estado de carácter derivado (entocrístida dirigida hacia la muesca de la protocristida) está presente en *Palaeothentes*.

En esta revisión se estudiaron nuevas colecciones de marsupiales fósiles provenientes del colhuehuapense de Patagonia; de estos materiales la gran mayoría de los provenientes de la localidad de Gran Barranca fueron asignados a *P. primus*. Entre estos nuevos ejemplares se cuentan los primeros especímenes correspondientes a la dentición superior de esta especie. Su estudio permitió ampliar sus rasgos diagnósticos y posibilitaron una nueva reconstrucción de sus relaciones de parentesco. *P. primus* surgió, en la filogenia que se presenta en este trabajo, como grupo hermano de los restantes paleotentinos reunidos ahora en el género *Palaeothentes*. De acuerdo a estos resultados, se tomó la decisión taxonómica de revalidar el nombre genérico *Palaepanorthus* propuesto originalmente por Ameghino. Otras propuestas de relaciones de *P. primus* fueron dadas por Marshall (1980) y Bown y Fleagle (1993). En ellas se propuso su condición de especie ancestral de *P. intermedius* (Marshall, 1980), grupo hermano de *P. aratae* (Bown y Fleagle, 1993) e incluso la conformación de una tricotomía con *P. aratae* y *T. simsoni*. Todas estas proposiciones fueron rechazadas aquí a partir de los resultados de la filogenia realizada en este trabajo; como resultado de la misma *P. primus* resultó el grupo hermano de *Palaeothentes* y no el grupo hermano de alguna de las especies incluidas en *Palaeothentes* (i.e. *P. aratae* o *P. intermedius*) ni se estableció su más cercano parentesco con el decaestino *T. simpsoni*.

*P. primus* es la única especie de Palaeothentidae reconocida en sedimentos colhuehuapenses de Gran Barranca. Los paleotentinos contemporáneos (*P. marshalli* y *P. migueli*) provienen de la localidad de Gaiman.

#### 1.3.5.2.2

#### *Palaeothentes* Ameghino, 1887

*Palaeothentes* Moreno, 1882 *nomen nudum*.

*Palaeothentes* Ameghino, 1887, pág. 5.

*Epanorthus* Ameghino, 1889, pág. 271.

*Essoprion* Ameghino, 1891b, pág. 306.

*Halmaselus* Ameghino, 1891b, pág. 306.

*Metaepanorthus* Ameghino, 1894, pág. 348.

*Paraepanorthus* Ameghino, 1894, pág. 349.

*Prepanorthus* Ameghino, 1894, pág. 350.

*Cladoclinus* Ameghino, 1894, pág. 358.

*Propalaeothentes* Bown y Fleagle, 1993, pág. 45.

Tipo de *Palaeothentes*, *P. aratae* Ameghino, 1887, pág. 5.

Tipo de *Essoprion*, *E. coruscus* Ameghino 1891b, pág. 306.

Tipo de *Halmaselus*, *H. valens* Ameghino 1891b, pág. 306.

Tipo de *Prepanorthus*, *P. lanius* Ameghino, 1894, pág. 351.

Tipo de *Cladoclinus*, *C. copei* Ameghino, 1894, pág. 359.

**Especie tipo.** *Palaeothentes aratae* Ameghino, 1887.

**Especies incluidas.** La especie tipo y *P. marshalli*, *P. migueli*, *P. pascuali*, *P. minutus*, *P. intermedius*, *P. lemoinei*.

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno, América del Sur.

Ameghino (1899a) había mencionado la existencia de restos indeterminados de *Epanorthus* (= *Palaeothentes*) provenientes de la “formación patagónica del Deseado y del lago Musters” (Ameghino 1899a:7). Sin embargo, en las colecciones del MACN no se encontraron durante este estudio restos referibles a ese taxón provenientes del Lago Musters; de niveles deseadenses, en cambio, se conoce un sólo resto referible a los Palaeothentidae que fue colectado por C. Ameghino y que es el tipo de *Carlothentes chubutensis* (= *P. chubutensis*).

**Diagnosis.** *Palaeothentes* se diferencia de *Palaepanorthus* por los siguientes caracteres derivados: (1) entocrístidas curvas en los m2-3 y (2) crístida oblicua de los m2-3 dirigida hacia la muesca de la protocrístida.

#### **Comentarios.**

*Palaeothentes aratae* fue originalmente mencionada por Moreno (1882) junto a una serie de nuevas especies santacruceses descubiertas por él en Patagonia. Con posterioridad, Ameghino (1887) estudió los materiales colectados por Moreno, los diagnosticó y en el caso de *P. aratae* reconoció a Moreno como autor del nombre. Pero más adelante (Ameghino, 1889) señaló que el nombre *Palaeothentes* no era válido debido a que, según interpretó, debería haber sido escrito *Palaeotheutis* y como *Palaeotheutis* tenía prioridad para un género de moluscos, propuso el nuevo nombre genérico *Epanorthus*; en adelante reconoció a *Palaeothentes* y *Epanorthus* como sinónimos. A pesar de las razones dadas por Ameghino para establecer esta sinonimia (1889:271) el nombre válido, según el ICZN, es *Palaeothentes* siendo Ameghino 1887 el autor del mismo debido a que fue el primero en dar una diagnosis genérica formal. En una de sus diagnosis, Ameghino (1889) distinguía a *Epanorthus* de *Acdestis* por el mayor desarrollo del p3, el menor tamaño proporcional del m1 y de *Dipilus* (= *Acdestis*) por el tamaño mayor del m4 (Ameghino, 1890). Las especies de *Epanorthus* fueron diferenciadas principalmente por el tamaño total y por la posición de los forámenes metonianos (Ameghino, 1889); así distinguió seis especies: *E. aratae*, *E. lemoinei*, *E. pachygnatus*, *E. intermedius*, *E. minutus* y *E. pressiforatus*.

Los ejemplares tipo de las especies *E. pachygnatus* y *E. pressiforatus* no fueron figurados por Ameghino y a lo largo de este estudio no fueron ubicados en las colecciones del MACN. Ambas especies tendrían por procedencia las barrancas del Río Santa Cruz.

*E. pachygnatus*: una rama mandibular derecha con los alvéolos del p2 y p3-m2 completos, tamaño algo menor a *P. lemoinei*, con el agujero mentoniano anterior por debajo de la parte posterior del p2 (diente inmediato anterior al p3) y sínfisis muy “espesa” (*sic*). Aparentemente este último rasgo hace referencia al ancho de la región mandibular anterior, a la altura de la sínfisis, que sería varias veces mayor que en *P. aratae*.

*P. pressiforatus*: un fragmento de rama mandibular anterior derecha, de tamaño comparable a *P. lemoinei*, agujero mentoniano posterior debajo de la parte posterior del p3 y agujero mentoniano anterior en la parte posterior del p2. La posición cercana entre sí de los agujeros mentonianos diferenciaría a esta especie de *P. lemoinei*.

Ameghino (1890, 1891b) incluyó nuevas especies en su *Epanorthus*: *E. holmbergi* (= *P. lemoinei*), *E. ambiguus* (= *P. lemoinei*), *E. lepidus* (= *P. intermedius*) y *E. inaequalis* (= *A. spegazzinii*). En 1894, Ameghino, incorporó una nueva especie para el género que denominó *E. simplex* y creó tres nuevos géneros: *Metaepanorthus*, *Paraepanorthus* y *Prepanorthus*; en ellos incluyó en sinonimia varias de las especies previamente referidas a *Epanorthus*.

Ameghino mas adelante (1891b) nominó dos géneros: *Essoprion* y *Halmaselus*; la especie tipo de *Essoprion*, *E. coruscus* y la especie tipo de *Halmaselus*, *H. valens* son consideradas aquí sinónimas de *Palaeothentes minutus* (capítulo VI, 1.3.5.2.2.b).

En *Metaepanorthus* Ameghino (1894) incluyó a *M. intermedius*, *M. complicatus* (*Palaeothentes minutus*) y *M. holmbergi*. Por las descripciones de Ameghino el carácter que permite diferenciar este género de *Epanorthus* es la presencia en el p3 de un “talón anterior” bien desarrollado, lo que se interpreta aquí como cúspide anterobasal; este rasgo es polimórfico en *P. minutus* y está siempre presente en las restantes especies de *Palaeothentes*. Por otro lado se diferenciaría de *Paraepanorthus* por la ausencia de diastemas entre los premolares superiores. En este estudio los restos completos en los que se pueden verificar esta condición son aquellos referidos a *P. minutus* y en todos los casos existen diastemas.

En *Paraepanorthus* Ameghino reconoció una sola especie, *P. minutus*. Como se mencionó arriba todos los restos referidos a *P. minutus* cuentan con diastemas entre los premolares superiores.

En *Prepanorthus* Ameghino incluyó también una única especie *P. lanius* (= *P. minutus*). Su diferenciación de los restantes géneros fue en base a la presencia de un canino superior muy pequeño y ciertos rasgos menores de los premolares también superiores.

Años después Ameghino (1901) erigió un nuevo género, *Palaepanorthus*, el primer epanórtido conocido para niveles colhuehuapenses. En el listado presentado incluyó dos especies *P. primus* y *P. secundus*. Posteriormente (Ameghino 1902c) dió una diagnosis tanto del género como de la especie tipo, *P. primus*. Sin embargo *P. secundus*, que había sido listada años antes, no fue mencionada en publicaciones posteriores a la de su primera mención.

De todos los géneros que Ameghino había reconocido en sus Epanorthidae, Marshall (1980), reconoció dos, *Palaeothentes* y *Acdestis*. Por su parte Bown y Fleagle (1993), quienes llevaron a cabo

la última revisión de los Palaeothentidae, reconocieron para los Palaeothentinae cuatro géneros, *Palaeothentes*, *Carlothentes*, *Pilchenia* y *Propalaeothentes*. Este último tuvo como especie tipo a *Propalaeothentes lepidus* aquí considerada sinónima de *Palaeothentes intermedius*. *Propalaeothentes* fue caracterizado con los siguientes rasgos: (1) p3 menos elevado que el paracónido del m1, (2) p3 sin cúspide anterobasal (3) ausencia de valle anterior en el m1 y (4) entocónidos más cortos menos cortantes. En todas las especies de *Palaeothentes* el p3 es más bajo que el paracónido del m1, en los casos en que el p3 está reducido en tamaño esta diferencia es mayor. La ausencia de cúspide anterobasal es variable en los ejemplares referidos por estos autores a *Propalaeothentes* por lo que este carácter no tendría valor diagnóstico. Además, el tipo de *Propalaeothentes lepidus* presenta, aunque muy reducida, una cúspide anterobasal. El valle mencionado (*i.e.* la separación entre el paracónido y la cresta anterior del trigónido) está presente aunque es poco profundo. La separación entre estas estructuras es variable aún entre los ejemplares que fueron referidos por estos mismos autores a *Propalaeothentes lepidus*. Finalmente, la morfología de los entocónidos en *Propalaeothentes lepidus* es la misma que la presente en todos los *Palaeothentes* excepto, *P. minutus* y *P. pacuali*, donde los entocónidos son más altos y agudos, por lo tanto en estas especies sí son menos cortantes.

#### 1.3.5.2.2.a

*Palaeothentes aratae* Ameghino, 1887

*Palaeothentes aratae* Moreno, 1882, pág. 116, *nomen nudum*.

*Palaeothentes aratae* Ameghino, 1887, pág. 5; Marshall, 1980, pág. 87, figs. 29 y 30, Bown y Fleagle, 1993, pág. 43, figs. 22 y 25.3.

*Epanorthus aratae* Ameghino, 1889, pág. 272, lam. I figs. 10-12; 1894, pág. 347; 1898, pág. 186.

**Tipo.** MACN 14, rama mandibular derecha con 2as y p3-m4 completos (Marshall, 1980, fig. 29)

**Hipodigma.** El tipo y los AMNH 9549, fragmento de maxilar derecho con los alvéolos de los C-P1, P2-3 enteros alvéolos del M1 y M2-4 enteros (Marshall, 1980, fig. 30); MACN 1340 (molde), rama mandibular derecha con alvéolos de los 2as, raíz anterior del p3, m1 entero, trigónido del m2 y raíces de los m3 y m4; MACN 5563, rama mandibular izquierda con p3-m2; MACN 5564, incisivo inferior aislado; MACN 5566, rama mandibular izquierda con 2as y p3 entero; MACN 8289, maxilar derecho con alvéolo del canino, P1, P2 (parcialmente preservado), alvéolos del P3, M1-3 enteros y alvéolo anterior del M4; MACN 8290, rama mandibular derecha con ai2, 4as y p3-m4 enteros; MACN-SC 1145 A, rama mandibular derecha con raíz de m1 y m2-4 enteros; MACN-SC 1145 B, rama mandibular izquierda con m2-4; MACN-SC 1261, rama mandibular derecha con ai2-3, 3as, p3 entero y alvéolos del m1; MACN-SC 1295, maxilar derecho con M2; MACN-SC 1296, m1 izquierdo aislado; MACN-SC 1301, rama mandibular izquierda con alvéolos de los ai2-3, 3as y p3-m1 enteros; MACN-SC 1306, rama mandibular derecha con m2-3 y alvéolos del m4; MACN-SC 1320, m2 izquierdo aislado; MACN-SC 1323, rama mandibular derecha con m2-3 más un m1 izquierdo aislado; MACN-

SC 1326, rama mandibular derecha con fragmento de p3 y m1-3 enteros; MACN-SC 1331, m1 izquierdo aislado; MACN-SC 1359b, maxilar derecho con M1-3 enteros y fragmento de M4 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 25.3); MACN-SC 1367, rama mandibular izquierda con fragmento de p3 y m1-2 enteros; MACN-SC 1372, m1 izquierdo aislado; MACN-SC 1383, M1 derecho aislado; MACN-SC 1384, m2 derecho aislado; MACN-SC 2924, rama mandibular derecha con talónido de m1 y m2-3 enteros; MACN-SC 2954, rama mandibular derecha con talónido de m1 y m2-3 completos; MACN-SC 2955, m1 izquierdo aislado; MACN-SC 2956, m1 izquierdo aislado; MACN-SC 2964, rama mandibular izquierda con alvéolos del ai2-3, 3as y p3 entero; MACN-SC 2966, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2 y ?p2 , p3-m1 enteros; MACN-SC 2988, maxilar izquierdo con M1-2 y raíces del M3; MLP 11-93, rama mandibular derecha con alvéolos de los ai2-3, 3as, rp3, alvéolos del m1, trigónido del m2, raíces de los m3-4.

**Material referido al morfo de pequeño tamaño.** MACN-SC 1145 A, MACN-SC 1145 B, MACN-SC 1261, MACN-SC 1295, MACN-SC 1296, MACN-SC 1301, MACN-SC 1306, MACN-SC 1320, MACN-SC 1323, MACN-SC 1331, MACN-SC 1367, MACN-SC 1372, MACN-SC 1383, MACN-SC 1384, MACN-SC 2924, MACN-SC 2964, MACN-SC 2955, MACN-SC 2956, MACN-SC 2966.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Santacrucense s.s., Fm. Santa Cruz. Localidades **Santa Cruz**, MACN 14 (colectado por C. Ameghino); **Sehuen**, MACN 5563, MACN 5564, MACN 5566 y MACN 8289 (colectado por C. Ameghino); **Monte Observación**, MACN 8290 (colectado por C. Ameghino) MACN-SC 2955, MACN-SC 2956, MACN-SC 2964; MACN-SC 1320, MACN-SC 1359 B, MACN-SC 1261, MACN-SC 1372, MACN-SC 1295, MACN-SC 1296, MACN-SC 1306, MACN-SC 1301, MACN-SC 1323, MACN-SC 1326, MACN-SC 1331, MACN-SC 1367, MACN-SC 1384, MACN-SC 1383, MACN-SC 2954, MACN-SC 1145 A, MACN-SC 1145 B, MACN-SC 2966 y MACN-SC 2924; **Río Gallegos** AMNH 9549 (colectado por B. Brown); MACN 1340 y MLP 11-93 sin datos de localidad; **Monte León**, MACN-SC 2988.

**Medidas.** Tablas 18a y 19b.

**Diagnosis.** *Palaeothentes aratae* se diferencia de las restantes especies del género por la siguiente combinación de caracteres: (1) P1 unirradicado, (2) coronas anchas basalmente, (3) presencia de paracono en el M1 y ausencia de esta cúspide en el M2, (4) gradiente marcado de tamaños entre el m1 y m4, (5) protocono del M1 poco saliente y (6) gran tamaño.

#### **Comentarios.**

**Descripción y comentarios de los ejemplares referidos.** La mayor parte de los materiales que fueron incluidos en el hipodigma de *P. aratae* por Bown y Fleagle (1993) son referibles a un morfo de pequeño tamaño (véase arriba el listado de los materiales); este conjunto de especímenes no se

diferencia, sin embargo, en los restantes rasgos de su anatomía dentaria, de los ejemplares más grandes. Algo similar ocurre con los especímenes referidos a *P. lemoinei* (véase más abajo) en los cuales existen dos morfos que difieren, fundamentalmente, en el tamaño.

Los molares inferiores aislados de *P. aratae* y *P. lemoinei* son, a excepción de su tamaño, muy similares; las principales diferencias en la dentición inferior entre ambas especies son: mayor tamaño, mayor gradiente de tamaños m1-4 y mayor largo proporcional del trigónido del m1, en *P. aratae* respecto de *P. lemoinei*. Otra diferencia que merece señalarse entre *P. aratae* y *P. lemoinei* está relacionada a la forma del m1: en *P. aratae* la diferencia de tamaños entre el P3 y el M1 es más grande que en *P. lemoinei*; de manera concordante con este mayor largo del trigónido del m1 ocurre el mayor tamaño proporcional del P3, el cual constituye su antagonista oclusal.

En lo que respecta a la dentición superior incluida en el hipodigma dado por Bown y Fleagle (1993), el ejemplar MACN-SC 3023 no es referible a *P. aratae*. Por el tamaño inferido del P3 de *P. aratae* (a juzgar por los alvéolos preservados en el ejemplar MACN 8289 por ejemplo) y por comparación con el maxilar MACN 8312-13 de *P. lemoinei*, es evidente que el espécimen mencionado no puede ser asignado a *P. aratae* sino a *P. lemoinei*.

Las colecciones de paleoténtidos aportadas por el trabajo de campo realizado por Bown y Fleagle han permitido incrementar de manera notable el conocimiento de muchas especies de la familia. Tal es el caso de *P. aratae*, donde varios nuevos ejemplares han preservado importantes detalles de la anatomía dentaria. Entre estos se cuentan los MACN-SC 1301 y el MACN-SC 1359B. El ejemplar MACN-SC 1301 ha preservado la porción basal del i2, cuatro alvéolos unirradiculados, p3-m1 enteros y trigónido de m2. A partir de la morfología del alvéolo inmediato posterior al i2, se puede inferir su condición *staggered*, el mismo es redondeado (a diferencia del que le sigue hacia atrás) y su extremo basal está orientado lingualmente.

La gran mayoría de los especímenes con la dentición superior de *P. aratae* muestran un desgaste pronunciado, una de las excepciones la constituye el MACN 1359 B, el cual permite observar en detalle la morfología de los molares. El M1 tiene rota la esquina anterolabial por lo que está ausente gran parte de la StB; por las partes preservadas el cúngulo anterior fué corto y ancho, no extendiéndose más allá de la base de la StB. El metacónulo presenta una muy pequeña cúspide premetaconular, próxima al metacono. El metacono es muy pequeño y se ubica en la base anterolingual de la StD. El paracono, si bien es una cúspide diminuta, se encuentra ubicado en la base de la cara lingual de la StB, en una posición bien anterior. El M2 tiene un metacónulo proporcionalmente grande comparado con otros paleoténtidos, la cúspide premetaconular está ausente y el metacono se encuentra sumamente reducido. En el M3 los metacono y metacónulo están prácticamente ausentes. El M4 se preservó parcialmente, es un diente triangular y reducido en relación al M3. A partir del conjunto de especímenes referidos a la dentición superior de *P. aratae* se puede afirmar que, a diferencia de las restantes especies de *Palaeothentes*, en *P. aratae* el M1 presenta un pequeño protocono y un gran metacónulo bien expandido lingualmente; así, en vista oclusal, el M1 es más cuadrangular, es decir, la cara posterior no es más estrecha labiolingualmente que la anterior, sino que son subiguales.



**Comentarios taxonómicos.** *Palaeothentes aratae* fue la primer especie del orden dada a conocer. El ejemplar tipo de *P. aratae* fue recuperado por F. P. Moreno en uno de sus viajes a Patagonia. En sedimentos santacrucenses Moreno había recolectado numerosos especímenes fósiles que refirió a nuevas especies (Moreno, 1882), entre ellas *P. aratae*; sin embargo, el nombre no fue acompañado, en dicha publicación, por ninguna descripción o figura. Ameghino años más tarde (Ameghino, 1887) realizó una caracterización de *Palaeothentes aratae* por lo que se lo debe considerar como autor de la especie (y género) debido a que sería, según las actuales normas del ICZN, el autor de la especie por designación posterior (artículo 69.1.1). Ameghino (1889) había señalado como diagnósticos de *P. aratae*, la presencia de premolares anteriores al p3 birradiculados (inferido a partir de la morfología de los alvéolos de estos dientes), pero posteriormente (Ameghino 1890), y por comparación con restos completos de *Dipilus spegazzinii* (= *Acdestis spegazzinii*), reinterpreto la morfología de los dientes anteriores al p3 como todos unirradiculados. Entre las ilustraciones publicadas de especímenes referidos a *P. aratae* figura un resto craneano incompleto (Ameghino, 1889, Lam I, fig 12-12a). Dicho espécimen fue estudiado por Marshall (1980) quien afirmó que se trata posiblemente de un edentado; esta determinación no pudo ser corroborada durante la presente revisión debido a que ese ejemplar no pudo ser localizado en las colecciones del MACN.

La diagnosis actual incluye una serie de caracteres cuya combinación permite diferenciar a *P. aratae* de cualquier otra especie del género. Si bien entre los paleoténtinos son escasos los restos maxilares que han preservado los premolares o sus alvéolos, a partir del registro fosil conocido se puede afirmar que *P. aratae* es el único *Palaeothentes* que presenta un P1 unirradicado (carácter 1). Este rasgo ya había sido mencionado previamente en la diagnosis dada por Marshall (1980) e incluido en la filogenia presentada por Bown y Fleagle (1993). En este trabajo este rasgo no fue considerado en el análisis filogenético debido a que su distribución entre las especies estudiadas, altamente no comparable, lo tornaban un carácter no informativo. Además del carácter unirradicado del P1, la diagnosis dada por Marshall incluyó otros rasgos tales como su gran tamaño (mayor que cualquier especie santacrucense), p3 de altura similar al trigónido del m1, dientes anteriores a los P3/p3 más espaciados que en las restantes especies y, en relación a *P. chubutensis* menor tamaño y robustez. De todos ellos aquí se conservó como diagnóstico el tamaño (carácter 6). *P. aratae* es la especie más grande del género; en comparación con *P. lemoinei* es un 15% mayor y en relación a *P. pascuali* un 60% más grande; según las estimaciones de masa provistas por Dumont *et al.* (2000) habría alcanzado una masa de aproximadamente 800 gramos. *P. aratae* se diferencia de todas las especies de *Palaeothentes* (excepto *P. lemoinei*) por tener molares robustos, de coronas más globosas (*i.e.* anchas basalmente, véase carácter 32 de la presente filogenia). La presencia de paracono en el M1 (carácter 3 de la diagnosis) es compartida con *P. marshalli* y *P. migueli*; al menos en *P. marshalli* (no se conocen M2 de *P. migueli*) los M2 también tienen paracono, algo que no ocurre con los M2 de *P. aratae* y que los diferencia de esas especies. Otra característica de la dentición superior de *P. aratae* es la escasa saliencia del protocono del M1 (carácter 5 de esta diagnosis), otro rasgo que lo diferencia de

todos los *Palaeothentes*. Como se muestra en el análisis morfométrico, el gradiente marcado desde el m1 al m4 es otro carácter único entre las especies del género.

En cuanto a las relaciones de parentesco, fueron propuestas su mayor afinidad con *T. simpsoni* y *P. primus* (Rae *et al.* 1996, véase discusión de *Titanothentes simpsoni* capítulo VI, 1.3.5.3.2.a) y con *P. chubutensis* (Marshall, 1980). Marshall (1980), había señalado que *P. aratae* era muy similar a *P. chubutensis* (= *C. chubutensis*) y que podía ser vista como una especie descendiente de esta última; los cambios ocurridos en este linaje habrían involucrado una disminución de tamaño y robustez. Como se expresó en los resultados del análisis filogenético, las relaciones entre las especies de *Palaeothentes* permanecieron irresueltas pero, aún así, dichos resultados contradicen las hipótesis previamente propuestas: *C. chubutensis* constituyó un Palaeothentidae basal, *T. simpsoni* un Decastinae (=Acdestinae) y *P. primus*, el grupo hermano de *Palaeothentes*.

#### 1.3.5.2.2.b

#### *Palaeothentes minutus* Ameghino, 1887

Lám. 9, figs. F-L

*Palaeothentes minutus* Ameghino, 1887, pág. 6; Marshall, 1980, pág. 55, figs. 18-20.

*Epanorthus minutus* Ameghino, 1889, pág. 274, lam. I fig. 16; 1893, pág. 78, fig. 1.

*Dipilus bergii* Ameghino, 1890, pág. 155; 1894, pág. 342; 1898, pág. 186.

*Dipilus bergi* Ameghino, 1902a, pág. 222.

*Halmaselus valens* Ameghino, 1891b, pág. 306; 1894, pág. 351; 1898, pág. 186.

*Essoprion coruscus* Ameghino, 1891b, pág. 306; 1894, pág. 351; 1898, pág. 186.

*Essoprion consumptus* Ameghino, 1891b, pág. 306; 1894, pág. 351; 1898, pág. 186.

*Metaepanorthus complicatus* Ameghino, 1894, pág. 348; 1898, pág. 186.

*Paraepanorthus minutus* Ameghino, 1894, pág. 350, fig. 40; 1897, pág. 500, fig. 76; 1898, pág. 186, figs. 76 y 50h; 1902a, pág. 222; 1903, fig. 62, 95 y 96.

*Epanorthus simplex* Ameghino, 1894, pág. 347; 1898, pág. 186.

*Prepanorthus lanius* Ameghino, 1894, pág. 351; 1898, pág. 186.

*Cladoclinus copei* Ameghino, 1894, pág. 359; 1898, pág. 186; 1903, fig. 35.

*Epanorthus complicatus* Roger, 1896

*Palaeothentes complicatus* Sinclair, 1906

*Epanorthus delicatus* Simpson, 1930

*Propalaeothentes hatcheri* Bown y Fleagle, 1993, pág. 47.

Tipo de *Epanorthus minutus* MACN 15, rama mandibular derecha con porción basal del i2, ai3, 3 as, y p3-m4 enteros (Marshall, 1980, fig. 18; Lám. 9 figs. F-H)

Tipo de *Dipilus bergii* MACN 2041, rama mandibular izquierda con p3-m2.

Tipo de *Halmaselus valens* MACN 5695, rama mandibular derecha con alvéolos de los ai2, 2as, ap2?

y p3-m2 enteros.

Tipo de *Essoprion consumptus* MACN 5697, rama mandibular derecha con alvéolos de los ai2, raíz del i3, 3as, p3-m1 completos, trigónido del m2.

Tipo de *Essoprion coruscus* MACN 5696, fragmento mandibular derecho con alvéolos de los ai2, 3as, ap3-m1 y m2 completo.

Tipo de *Epanorthus simplex* MACN 5677, rama mandibular izquierda con 2as y p3-m2 completos.

Tipo de *Metaepanorthus complicatus* MACN 5671, rama mandibular izquierda con la porción basal el i2, 4as, p3 completo, alvéolos del m1 y m2-4 completos.

tipo de *Prepanorthus lanius* lote MACN 8323-8328 (ver detalles de estos materiales en el hipodigma).

Tipo de *Cladoclinus copei*, el tipo está perdido, véase más adelante la discusión de este taxón.

Tipo de *Epanorthus delicatus* MACN 5690, fragmento mandibular derecho con alvéolos del m2 y m3-4 completos.

Tipo de *Propalaeothentes hatcheri* MACN-SC 3408, rama mandibular izquierda con m1-3 y alvéolos del m4 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 25.6).

**Hipodigma.** Los ejemplares tipo y AMNH 9122, fragmento mandibular izquierdo con 2as y p3-m2 enteros; AMNH 9599, fragmento mandibular izquierdo con m1-4, MACN 2042, fragmento mandibular izquierdo con m3-4; MACN 2065, rama mandibular izquierda con alvéolos de los p3-m1 y m2-4 completos; MACN 2066, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1 y m2-4 completos; MACN 2067, rama mandibular izquierda con ai2, 4as, ap3-m1 y m2-4 completos; MACN 2068, rama mandibular izquierda con m1-3 y alvéolos del m4; MACN 2069, rama mandibular izquierda con los ai2-3, 3as, ap3 y m1-3 completos; MACN 2070, rama mandibular derecha con i1 y alvéolos de los i2-p3; MACN 5591-5618 a, fragmento mandibular derecho con p3-m4 (Lám. 9, figs. K-L); MACN 5591-5618 b, fragmento mandibular derecho con m1-3; MACN 5591-5618 c fragmento mandibular derecho con m1-2 y alvéolo anterior del m3; MACN 5591-5618 d, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos del m2, m3 completo y raíces del m4; MACN 5591-5618 e, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos del m1, m2 entero y alvéolos del m3; MACN 5591-5618 f, fragmento mandibular derecho con 4as y p3 completo; MACN 5591-5618 g, fragmento mandibular derecho con alvéolos de los p1-2 y raíces del p3; MACN 5591-5618 h, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de los i2-p2 y raíces del p3; MACN 5619-5639 a, fragmento mandibular derecho con talónido del m2, m3 completo y raíces del m4; MACN 5619-5639 b, fragmento mandibular izquierdo con m2-3 y raíces del m4; MACN 5640, fragmento mandibular derecho con ai2-3, 3as y ap3-m1; MACN 5641, fragmento mandibular derecho con p3, alvéolos del m1 y m2-4 completos; MACN 5642, rama mandibular izquierda con p3-m3 y alvéolos del m4; MACN 5643, fragmento mandibular izquierdo con m1 entero y trigónido de m2; MACN 5644, fragmento mandibular izquierdo con p3, alvéolos del m1 y m2-4 completos; MACN 5652, fragmento de maxilar izquierdo con M1-3; MACN 5653, fragmento de maxilar derecho con M1-2; MACN 5654, fragmento de maxilar derecho con M1-3; MACN 5655,

fragmento de maxilar derecho con M1-2; MACN 5656, fragmento de maxilar izquierdo con P3-M1, MACN 5658, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos del m2, m3 completo y alvéolos del m4; MACN 5659, fragmento mandibular derecho con porción basal del i2, ai3, 3as, ap3, m1 completo y alvéolo anterior del m2; MACN 5664, fragmento de maxilar izquierdo con P3 y alvéolos del P2; MACN 5673, fragmento mandibular derecho con alvéolos de los as2 y p3-m1 completos; MACN 5674, fragmento mandibular derecho con alvéolos del ?p2 y p3-m2 completos; MACN 5675a, fragmento mandibular derecho con alvéolos de los ai2-3, 3as y p3 completo; MACN 5675b, m1 derecho aislado; MACN 5676, fragmento mandibular derecho con ai2, 4as y p3 completo; MACN 8271, fragmento craneano parcialmente reservado (Marshall, 1980, fig. 20; véase descripción más adelante); MACN 8297, rama mandibular derecha con i2, ai3, 2as, ?p2-m4 completos; MACN 8298, rama mandibular izquierda con con i2, ai3, 2as, ?p2-m4 completos; MACN 8300, rama mandibular izquierda con p3, alvéolos del m1 y m2-4 completos; MACN 8301, rama mandibular derecha con m1-4 completos; MACN 8306, rama mandibular derecha con m1-4; MACN 8306-8310 a, fragmento mandibular izquierdo con i1-p2 y p3 completo; MACN 8306-8310 b, fragmento mandibular derecho con m1 y trigónido de m2; MACN 8306-8310 c, fragmento mandibular izquierdo sin dientes; MACN 8307, rama mandibular derecha con p3-m4; MACN 8308, fragmento mandibular derecho con m2-4; MACN 8309, rama mandibular derecha con m2-4; MACN 8310, fragmento mandibular izquierdo con m1-2; MACN 8314, fragmento mandibular izquierdo con p3-m4; MACN 8315, fragmento mandibular derecho con i2, ai3, 3as y p3-m2 completos; MACN 8316, fragmento mandibular derecho con alvéolos de los ai2-3, 3as y p3-m2 competos; MACN 8317, fragmento mandibular izquierdo con porción basal del i2, 2as y p3-m4 completos; MACN 8318, fragmento mandibular derecho con ai2, i3, 2as, ?p2 y p3-m2 completos; MACN 8319, 2 fragmentos mandibulares derechos del mismo individuo: uno con m2-4 y otro con alvéolos de los ai2-3, 3as y p3 completo; MACN 8320, rama mandibular derecha con alvéolos del m1 y m2-4 completos; MACN 8321, maxilar derecho con P3-M3; 8323, fragmento maxilar derecho con M1-3; MACN 8324, fragmento maxilar izquierdo con alvéolos del M1, M2-3 completos y alvéolos del M4; MACN 8325, fragmento maxilar derecho con P1-3; MACN 8326, M1 derecho aislado; MACN 8327, M4 derecho aislado; MACN 8328 f, P3 izquierdo aislado; MACN 8330 a, fragmento mandibular izquierdo con p3-m3; MACN 8330 b, fragmento mandibular derecho con i2, ai3, 3as y p3-m1 enteros; MACN 8331, rama mandibular izquierda con i2-3, 1as, 2 dientes unirradiculados, p3-m2 enteros y am3; MACN 8347-8354 a, rama mandibular derecha con m2-3 y alvéolos del m4; MACN 8347-8354 b, rama mandibular izquierda con porción basal de i2, raíz del i3, 3 as y p3 entero; MACN 8347-8354 c, rama mandibular izquierda con alvéolos del ?p2, p3-m1 enteros y alvéolos del m2; MACN 8355, fragmento craneano con dentición izquierda compuesta por alvéolos de los I1-3, I4-5 enteros, alvéolos del C, P1-2 enteros, fragmento de P3 y M1-4 completos pero gastados, dentición derecha compuesta por alvéolos de los I2-3 y P1-2; MACN 8356-8370a, rama mandibular derecha con m1-3 enteros y a m4; MACN 8356-8370b, m2 derecho; MACN 8356-8370c, M3 izquierdo aislado; MACN 8356-8370d, M1 derecho aislado; MACN 8356-8370e, P3 derecho aislado; MACN 8356-8370f, maxilar derecho con M1-3; MACN 8372, cráneo parcialmente

preservado (ver descripción); MACN 8375, rama mandibular derecha con p3-m4; MACN 8376, rama mandibular izquierda con alvéolos de los ai2-3, 3as y p3-m4 completos; MACN 8377, rama mandibular derecha con p3-m4; MACN 10245, fragmento de maxilar izquierdo con P1-M4 (Marshall, 1980, fig. 19); MACN-SC 534, lote con fragmento de M3 derecho aislado, m1 izquierdo aislado (a), m2 derecho aislado (b), talónido de m1 izquierdo aislado y m3 derecho aislado (c); MACN-SC 547, rama mandibular izquierda con alvéolos de los i2-p2 y p3-m1 enteros; MACN-SC 548, rama mandibular izquierda con m2-3; MACN-SC 623, rama mandibular izquierda con m2-3 y raíces del m4; MACN-SC 674, rama mandibular izquierda con alvéolos de los p3-m1 y m2 entero; MACN-SC 678, rama mandibular derecha con talónido de m2, m3 entero y alvéolos del m4; MACN-SC 734, rama mandibular derecha con alvéolos de los p1-3 y m1-2 enteros; MACN-SC 735, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN-SC 819, rama mandibular izquierda con m2 y alvéolo anterior del m3; MACN-SC 1028, rama mandibular izquierda con m2; MACN-SC 1029, rama mandibular derecha con fragmento de m3 y alvéolos del m4; MACN-SC 1030, rama mandibular derecha con alvéolo posterior del m2, m3 entero y alvéolos del m4; MACN-SC 1031, rama mandibular derecha con m2-3; MACN-SC 1032, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2, raíces del p3, m1 enteroy raíz anterior del m2; MACN-SC 1036 A, rama mandibular derecha con alvéolos del m1, m2 entero y alvéolos del m3; MACN-SC 1036 B, rama mandibular derecha con alvéolo posterior del m1 y fragmento de m2; MACN-SC 1037, rama mandibular derecha con m1-2; MACN-SC 1041, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN-SC 1043, rama mandibular izquierda con m1-2 y m3 entero; MACN-SC 1044, rama mandibular izquierda con m3 y alvéolo anterior del m4; MACN-SC 1095, m2 izquierdo aislado; MACN-SC 1138, fragmento mandibular derecho con alvéolos del m1, m2 entero y fragmento de m3; MACN-SC 1144, rama mandibular derecha con alvéolos del m1, m2 entero, fragmento de m3 y alvéolos parciales del m4; MACN-SC 1147, M1 derecho aislado; MACN-SC 1150, rama mandibular derecha con p3-m4 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 18); MACN-SC 1202, rama mandibular derecha con p3-m1; MACN-SC 1204, rama mandibular izquierda con p3-m2; MACN-SC 1209, rama mandibular derecha con alvéolo del p2 y p3-m1 enteros; MACN-SC 1210, rama mandibular derecha con m1-4; MACN-SC 1213, rama mandibular izquierda con fragmento de p3, m1-2 enteros y trigónido de m3; MACN-SC 1219, rama mandibular izquierda con m1-3; MACN-SC 1220, rama mandibular izquierda con talónido del m1, m2-4 enteros; MACN-SC 1223, rama mandibular derecha con m1-3; MACN-SC 1226, rama mandibular derecha con i1, alvéolos de los i2-p2 y p3-m1 enteros; MACN-SC 1228, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1 y m2-4 enteros; MACN-SC 1231, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN-SC 1232, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1, m2 entero y alvéolos del m3; MACN-SC 1257, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN-SC 1271, rama mandibular izquierda con m2; MACN-SC 1284, rama mandibular derecha con m1-4; MACN-SC 1285, rama mandibular izquierda con talónido de m1, m2 entero y alvéolos del m3; MACN-SC 1286, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN-SC 1287, rama mandibular derecha con alvéolos del m1 y m2 entero; MACN-SC 1289, M1 derecho aislado; MACN-SC 1298, rama mandibular derecha con

m1-2; MACN-SC 1300, rama mandibular izquierda con alvéolos de los m1-2, m3 entero y alvéolos del m4; MACN-SC 1313, rama mandibular derecha con p3-m3; MACN-SC 1322, rama mandibular derecha con m3 y alvéolos del m4; MACN-SC 1328, rama mandibular derecha con raíces del m1, m2-3 enteros y raíces del m4; MACN-SC 1329, rama mandibular derecha con m1-3; MACN-SC 1333, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m2 enteros; MACN-SC 1338, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1 y m2-3 enteros; MACN-SC 1350, rama mandibular derecha con m2 y fragmento de m3; MACN-SC 1351, rama mandibular izquierda con m2-3 y alvéolos del m4; MACN-SC 1352, rama mandibular izquierda con m2 y alvéolos del m3; MACN-SC 1353, M1 izquierdo aislado; MACN-SC 1364, rama mandibular izquierda con m3-4; MACN-SC 1365, rama mandibular izquierda con m1-3; MACN-SC 1377, rama mandibular izquierda con m3 y alvéolos del m4; MACN-SC 1381, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1 y m2-4 enteros; MACN-SC 1464, rama mandibular derecha con alvéolo del p2, p3-m3 enteros y alvéolos del m4; MACN-SC 1470, rama mandibular izquierda con m2-3; MACN-SC 1812, rama mandibular derecha con m2-3; MACN-SC 1813, rama mandibular izquierda con raíces del m1 y m2-3 enteros; MACN-SC 2885, rama mandibular izquierda con m2; MACN-SC 2891, rama mandibular izquierda con m1-4; MACN-SC 2892, rama mandibular izquierda con m2-4; MACN-SC 2913, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m1 enteros; MACN-SC 2915, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 2934, rama mandibular izquierda con talónido de m1 y m2 entero; MACN-SC 2935 a-c, lote con dos m1 izquierdos y un m1 derecho; MACN-SC 2939, rama mandibular derecha con m1-3 (ex *P. pascuali*); MACN-SC 2940, rama mandibular derecha con m1-2; MACN-SC 2945, rama mandibular derecha con ai2-3, 1as, 2 dientes unirradiculados, p3-m3 completos (ex *P. pascuali*); MACN-SC 2948, rama mandibular derecha con m2 y trigónido de m3; MACN-SC 2951, fragmento maxilar derecho con M1-3; MACN-SC 2952, rama mandibular derecha con m3 y alvéolos parciales del m4; MACN-SC 3011, rama mandibular izquierda con m1-4; MACN-SC 3018, M1 derecho aislado; MACN-SC 3019, rama mandibular derecha con alvéolos de los i2-p2 y p3 entero; MACN-SC 3020, rama mandibular derecha con alvéolos de los i1-p2, p3 entero, alvéolos del m1 y m2 entero; MACN-SC 3021, rama mandibular derecha con alvéolos de los c-p2 y p3-m2 enteros; MACN-SC 3022, rama mandibular derecha con p3-m3 y alvéolos del m4; MACN-SC 3057, rama mandibular izquierda con m2-3; MACN-SC 3065, rama mandibular derecha con p3-m4; MACN-SC 3067, rama mandibular derecha con m1-4 (ex *P. pascuali*); MACN-SC 3148, rama mandibular derecha con am1-2, m3, am4 (ex *P. pascuali*); MACN-SC 3172, M1 izquierdo aislado; MACN-SC 3199, M1 derecho aislado; MACN-SC 3215, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m1 enteros; MACN-SC 3222, M1 derecho aislado; MACN-SC 3253, M2 derecho aislado; MACN-SC 3257, fragmento mandibular derecho con m2-4; MACN-SC 3258, M1 derecho aislado y M2 derecho aislado; MACN-SC 3264, M1 derecho aislado; MACN-SC 3274, rama mandibular derecha con alvéolos de los c-p2, raíces del p3, m1 entero y trigónido de m2; MACN-SC 3284, maxilar izquierdo con M1-3; MACN-SC 3286, maxilar derecho con M1-4 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 24.3; Lám. 10, figs. I-J); MACN-SC 3288, rama mandibular izquierda con alvéolos de los i1-p2 y p3 entero; MACN-SC 3294, m1 derecho aislado; MACN-SC

3296, m1 derecho aislado (ex *P. pascuali*); MACN-SC 3357, rama mandibular derecha con alvéolos del m2, m3 entero y alvéolos del m4; MACN-SC 3403, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN-SC 3404, rama mandibular derecha con talónido del m1 y m2 entero; MACN-SC 3415A, rama mandibular izquierda con m1-3; MACN-SC 3417, maxilar izquierdo con M1-2 y alvéolos del M3; MLP 11-51, fragmento mandibular izquierdo con m2-3 completos y alvéolos del m4; MLP 11-55a, fragmento mandibular izquierdo con los m1-2 completos y alvéolos del m3; MLP 11-123, fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los i1 y p2, p3-m3 completo y alvéolos del m4; MLP 11-124, fragmento mandibular derecho con los alvéolos de los i1 y p1-m1, m2 completo y parte de los alvéolos del m3; MLP 11-128, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de los i1-p2, p3 completo y alvéolos del m1; PU 15708, rama mandibular izquierda con i1, alvéolos de los i2-p2, p3-m3 enteros, fragmento de m4 y PU 15709, fragmento maxilar izquierdo con P3-M4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano- Medio. Todos los ejemplares MACN fueron colectados por Carlos Ameghino y todos los MACN-SC por Bown y Fleagle.

Localidades de la Fm. Santa Cruz:

**Quillik- Aike**, PU 15708, PU 15709. Colectados por H. Felton, 1899. **?Quilin- Kaik**: MACN 5619-5639 a, MACN 5619-5639 b. **La Cueva**; MACN 8300, MACN 8297, MACN 8298, MACN 8301. **Santa Cruz**, MACN 15, MLP 11-51, MLP 11-55a, MLP 11-123, MLP 11-124, MLP 11-128. **Río Gallegos**, AMNH 9122, AMNH 9599, colectados por B. Brown, 1899. **Río Chalia** (Ea. Viven Aike), MACN-SC 3408. **Monte Observación**, MACN 5695, MACN 5697, MACN 5696, MACN 5677, MACN 5671 MACN 5690, MACN 8323, MACN 8324, MACN 8325, MACN 8326, MACN 8327, MACN 8328 f, MACN 5673, MACN 5674, MACN 5675a, MACN 5675b, MACN 5676, MACN 8306, MACN 8306-8310 a, MACN 8306-8310 b, MACN 8306-8310 c, MACN 8307, MACN 8308, MACN 8309, MACN 8310, MACN 5591-5618 a, MACN 5591-5618 b, MACN 5591-5618 c MACN 5591-5618 d, MACN 5591-5618 e, MACN 5591-5618 f, MACN 5591-5618 g, MACN 5591-5618 h, MACN 5658, MACN 5659, MACN 5664, MACN 8320, MACN 8321, 8323, MACN 8324, MACN 8325, MACN 8326, MACN 8327, MACN 8328 f, MACN-SC 3011, MACN-SC 3065, MACN-SC 3284, MACN-SC 3286, MACN-SC 3357, MACN-SC 1813, MACN-SC 1812, MACN-SC 3294, MACN-SC 1144, MACN-SC 1364, MACN-SC 1365, MACN-SC 3257, MACN-SC 3258, MACN-SC 1257, MACN-SC 1377, MACN-SC 3057, MACN-SC 3067, MACN-SC 1138, MACN-SC 1147, MACN-SC 1150, MACN-SC 1202, MACN-SC 1204, MACN-SC 1209, MACN-SC 1210, MACN-SC 1271, MACN-SC 1284, MACN-SC 1285, MACN-SC 1286, MACN-SC 1287, MACN-SC 1289, MACN-SC 1298, MACN-SC 1300, MACN-SC 1322, MACN-SC 1328, MACN-SC 1329, MACN-SC 1333, MACN-SC 1338, MACN-SC 1350, MACN-SC 1351, MACN-SC 1352, MACN-SC 1353, MACN-SC 1381, MACN-SC 2891, MACN-SC 2892, MACN-SC 2913, MACN-SC 2915, MACN-SC 2934, MACN-SC 2935 a-c, MACN-SC 3020, MACN-SC 3021, MACN-SC 3022, MACN-SC 3148, MACN-SC 3172, MACN-SC 3199, MACN-SC 3253, MACN-SC 3296. **Monte León**: MACN-SC 2885, MACN-SC 3288, MACN-SC 1313, MACN-SC 1213, MACN-SC 1219, MACN-SC 1220,

MACN-SC 1223, MACN-SC 1226, MACN-SC 1228, MACN-SC 1231, MACN-SC 1232, MACN-SC 1464, MACN-SC 1470, MACN-SC 2940, MACN-SC 2948, MACN-SC 2951, MACN-SC 2952, MACN-SC 2939, MACN-SC 2945. *No especificada*. MACN 2041, MACN 2042, MACN 2065, MACN 2066, MACN 2067, MACN 2068, MACN 2069, MACN 2070, MACN 5640, MACN 5641, MACN 5642, MACN 5643, MACN 5644, MACN 5652, MACN 5653, MACN 5654, MACN 5655, MACN 5656, MACN 8271, MACN 8314, MACN 8315, MACN 8316, MACN 8317, MACN 8318, MACN 8319, MACN 8330 a, MACN 8330 b, MACN 8331, MACN 8347-8354 a, MACN 8347-8354 b, MACN 8347-8354 c, MACN 8355, MACN 8356-8370a, MACN 8356-8370b, MACN 8356-8370c, MACN 8356-8370d, MACN 8356-8370e, MACN 8356-8370f, MACN 8372, MACN 8375, MACN 8376, MACN 8377, MACN 10245.

Localidades de la Fm. Pinturas. *Ea. Los Toldos* (cerca del casco): MACN-SC 534. *Cerro de Los Monos*: MACN-SC 547, MACN-SC 548, MACN-SC 623. *Ea. Ana María* (Loma de las Ranas): MACN-SC 734, MACN-SC 735. *Loma de la Lluvia*: MACN-SC 674, MACN-SC 678, MACN-SC 3264. *Portezuelo Sumich Sur*: MACN-SC 819, MACN-SC 1028, MACN-SC 1029, MACN-SC 1030, MACN-SC 1031, MACN-SC 1032, MACN-SC 1036 A MACN-SC 1036 B, MACN-SC 1037, MACN-SC 1041, MACN-SC 1043, MACN-SC 1044, MACN-SC 1095, MACN-SC 3274. *Ea. El Carmen*. MACN-SC 3215, MACN-SC 3222. *Río Chalia* (Ea. Mank Aike). MACN-SC 3018, MACN-SC 3019, MACN-SC 3403, MACN-SC 3404, MACN-SC 3415A, MACN-SC 3417.

**Medidas.** Tablas 18b y 19c.

**Diagnosis.** *Palaeothentes minutus* se diferencia de las restantes especies de *Palaeothentes* por la siguiente combinación de caracteres: (1) molares inferiores y superiores con cúspides agudas, (2) ausencia de paracono en los M1-2, (3) coronas de los molares gráciles y (4) pequeño tamaño. Se diferencia de *P. pascuali* por la disposición más oblicua de la cristida oblicua de los m1-3 y por su mayor tamaño; se diferencia de *P. intermedius* por la forma más aguda de las cúspides de los molares superiores e inferiores y por su menor tamaño.

**Descripción.** A continuación se describen una serie de restos que son relevantes tanto por las piezas dentarias preservadas como por los fragmentos óseos que los portaban y que, en conjunto, permiten conocer una parte importante de la anatomía cráneo-dentaria de *P. minutus*. Cabe aclarar que, entre los Paucituberculata, los restos craneanos son escasos.

**Dentición inferior.** El MACN 8347-8354 b es interesante por que el i3 conservó el extremo de la raíz, el cual se observa dirigido hacia la cara lingual de la mandíbula. En el MACN 8331, al igual que el anterior, es interesante porque en este ejemplar el i3 se preservó completo (raíz y corona) permitiendo observar que la raíz forma un ángulo con la corona de forma que queda dirigida lingualmente; en



ambos ejemplares, entonces, se puede determinar la condición *staggered* del incisivo (i3) inmediato posterior al incisivo hipertrofiado (i2).

**Dentición superior.** El MACN 8321 constituye un maxilar derecho con P3-M3. El mismo, está demasiado gastado como para evaluar el desarrollo del paracono y metacono aunque puede decirse que el metacono estaba presente. También estaba presente una pequeña cúspide premetaconular, esto se deduce del área de desgaste en la cresta premetaconular que se continua en la cara anterior del metacónulo y termina en la cuenca del trígono, sobre el protocono; esto es más claro en el M1 que en el M2, donde la cúspide premetaconular también habría estado presente. En el MACN 8327a, poco desgastado, se ve que el metacónulo estaba bastante sobreelevado sobre el protocono, respondiendo esto a la altura de las cúspides de los molares inferiores; como se expresó más arriba la mayor altura proporcional de las cúspides de *P. minutus* en comparación con las de los restantes *Palaeothentes* constituye uno de sus rasgos diagnósticos. La cúspide premetaconular es muy reducida y se ubica en la base del metacono (esto es más labializada, que en por ejemplo *P. primus*), el metacono está ubicado basalmente en la mitad anterior de la StB y el paracono está ausente. El metacono es aun visible en el M2 del 8324 pero en el M3 está ausente.

El MACN 8355 es un fragmento craneano que ha preservado parcialmente el paladar y el rostro. El rostro es relativamente corto en contraste con el de los cenoléstidos actuales, particularmente en comparación con *Rhyncholestes raphanurus*. La serie dentaria izquierda está compuesta por los M1-4 enteros, pero muy desgastados, la mitad posterior del P3, P2, P1 y los dos últimos incisivos. El P2 tiene las mismas características que en el MACN 8372 (descrito más adelante), aunque es algo más pequeño. En vista oclusal es alargado, comprimido y algo más ancho posteriormente; del P1 se encuentra separado por un corto diastema semejante al del MACN 8372. El P1 es también alargado y comprimido pero no particularmente más ancho en algún punto; presenta una cúspide principal y un talónido posterior. Un muy corto diastema (la mitad de largo del que ocurre entre los P1-2) lo separa del alvéolo del canino. El canino fue, aparentemente, tan largo como el P2; por delante un diastema separa el alvéolo del canino del incisivo más posterior. Este último es corto, espatulado y bastante inclinado mesialmente; en vista oclusal presenta forma de “gota” y una cara de desgaste lingual que se hace continua con toda la superficie oclusal del incisivo inmediato anterior; el incisivo inmediato anterior es alargado (casi tres veces el largo del incisivo más posterior) y presenta una morfología bien distintiva: es comprimido, como el que le sigue hacia delante, pero su corona es mucho más baja, su cara labial es convexa y la lingual es ligeramente cóncava; la raíz ocupa la casi totalidad de la base de la corona. Por delante se preservó el alvéolo y raíz del gran incisivo anterior (ver descripción del MACN 10246). En la mitad derecha están presentes los P1 y P2 los cuales presentan las mismas características que las descriptas para los otros ejemplares. Por delante del P1 y pos detrás del P2 todo está roto. La porción más posterior del paladar (por detrás del M3) se encuentra fragmentado por lo que no se puede establecer cual fue la extensión de las vacuidades palatinas. Este ejemplar comparado con el cráneo de *Caenolestes fuliginosus* (MACN 31.144) es algo más corto pero principalmente más

ancho. Estas proporciones son aproximadas debido a la deformación tafonómica que ha sufrido el resto. En el lateral izquierdo está presente el borde anterior del foramen incisivo, este ubica a la altura de los incisivos posteriores, como ocurre también en los cenoléstivos actuales. La extensión más posterior, en cambio, no se puede determinar. No existen dientes por delante del gran incisivo anterior, por lo tanto solo están presentes tres dientes incisivos.

El MACN 8372 es un cráneo preservado parcialmente que presenta las series dentarias en oclusión por lo que no se puede ver su superficie oclusal. La dentición inferior y superior están prácticamente completas; la serie superior izquierda cuenta con los P2-M4, la serie inferior izquierda, con la porción basal del i2, ai3, 2 dientes unirradiculados, a?p2, p3-m3 enteros y alvéolos del m4 y la serie inferior derecha con la porción basal del i2, alvéolo del i3, 3 dientes unirradiculados y p3-m4 completos. El P2 se conservó en mejor estado que el del MACN 8355; es birradicado, más corto que el P3, tiene una cúspide principal alta y dos cúspides pequeñas y bajas en los extremos anterior y posterior. La cúspide principal ocupa la mayor parte de la base del premolar. Un diastema notorio (tan largo como la mitad del largo del P2) lo separa del P1. Este último premolar es birradicado y más corto que el P2, presenta una única cúspide, tan alta como la principal del P2, y un talónido posterior. Por delante del P1 no se ha preservado el resto del rostro. De los huesos craneanos se conservó parte del parietal y frontal izquierdos y parte de la pared lateral-interna de la órbita izquierda. En esta pared interna de la órbita no es posible distinguir suturas entre los huesos que la deberían conformar (*e.g.* frontal y aliesfenoides). Tampoco se conservó el contacto entre los huesos maxilar, nasal y frontal. En cuanto a los nasales, éstos se extendieron al menos tan posteriormente como el límite marcado por la raíz anterior del M1. Esto se deduce de la observación de este ejemplar y del MACN 8355. En el MACN 8372, el frontal izquierdo se extiende anteriormente hasta un punto ubicado a la altura de la raíz anterior del M1 y en el MACN 8355 el extremo posterior del nasal izquierdo, se extiende posteriormente hasta ese punto.

El ejemplar MACN 10246 se cuenta entre los individuos de mayor tamaño. El resto no conservó los molares, pero sí los premolares e incisivos, estos últimos en número de tres y con las mismas características que las ya descritas para los especímenes anteriores. En el lateral izquierdo se suceden hacia atrás los tres incisivos, el diastema que los separa del canino, el canino y la raíz de P1; en el lateral derecho se suceden la raíz del gran incisivo anterior, el incisivo posterior al canino y la raíz del P1. Dorsalmente se preservaron excelentemente los huesos nasales, maxilares y las porciones distales de los frontales izquierdo y derecho. A partir de este ejemplar se puede afirmar que no existieron vacuidades anteorbitales. Lateralmente se observan los premaxilares y maxilares; los maxilares se solapan en buena parte a los nasales, algo que también ocurre en las especies de cenoléstidos actuales pero que aquí se acentúa por la deformación producida por los procesos tafonómicos. La sutura entre los premaxilares y maxilares es similar a las especies actuales. En comparación con *Rhyncholestes* y *Caenolestes* el canino está menos desarrollado. Queda claro en este ejemplar que el incisivo de mayor tamaño es el primero de la serie; su raíz se curva y extiende

posteriormente hasta el diastema ubicado entre el canino y el incisivo más posterior, por lo tanto pasa dorsalmente a las raíces de los incisivos posteriores.

El MACN 8271 es un resto craneano parcialmente preservado con las mandíbulas unidas a la dentición superior. La serie superior izquierda cuenta con dos incisivos, homólogos a los dos posteriores de los ejemplares ya descritos, y los C-M4 enteros. Un diastema separa a los incisivos del canino y al P1 de los P2-M4. La serie superior derecha cuenta con los M1-4. La serie inferior derecha presenta con los i2 y p3-m4 y la serie inferior izquierda los i2, 2as, 2 dientes unirradiculados y los p3-m4. El MACN 8271 es, en todos los rasgos apreciables, comparable a los restantes restos craneanos de *P. minutus*. De los huesos craneanos se preservaron, parcialmente, el maxilar izquierdo y el parietal izquierdo.

Los incisivos superiores descritos para *P. minutus* guardan una relación de forma y tamaño similar a la de los cenoléstidos vivientes por lo que el incisivo perdido (los cenoléstidos actuales tienen cuatro incisivos superiores) parece haber sido homólogo al último (más posterior) de *Caenolestes* y *Rhyncholestes*. Adicionalmente existe en los ejemplares descritos un diastema por delante del canino que refuerza también esta idea.

## Comentarios

**Comentarios taxonómicos.** En el curso de esta revisión no pudo ser localizado en las colecciones del MACN el ejemplar tipo de *Cladoclinus copei* (MACN 8469) por lo cual no se pudo evaluar la sinonimia con *P. minutus*, como fué propuesta por Marshall (1980). En este trabajo se sigue Marshall (1980) y Bown y Fleagle (1993), últimos revisores de la *P. minutus*, en considerar la sinonimia de ambas especies.

*Propalaeothentes* Bown y Fleagle 1993 (= *Palaeothentes*, véase más arriba) incluyó dos especies: la especie tipo del género, *Propalaeothentes lepidus* (= *Palaeothentes intermedius*, véase más abajo) y *Propalaeothentes hatcheri*. Esta última fue diagnosticada por presentar el trigónido del m1 sumamente acortado. Aquí se interpreta que dicho rasgo se debe a que el ejemplar tipo, MACN-SC 3408, presenta un desgaste importante en este molar, principalmente en el trigónido del m1, lo que produce que éste se vea proporcionalmente muy corto. La presencia en el MACN-SC 3408 de los caracteres diagnósticos de *P. minutus* hacen que en este trabajo sean propuesta su sinonimia. Además, los especímenes referidos originalmente a *P. hatcheri*, también son asignados aquí a *P. minutus*.

La sinonimia propuesta más arriba entre *P. minutus*, *Epanorthus delicatus*, *Epanorthus simplex*, *Essoprion coruscus*, *Essoprion consumptus*, *Halmaselus valens*, *Dipilus bergii*, *Prepanorthus lanius* y *Metaepanorthus complicatus* se basa en la presencia de los rasgos diagnósticos de *P. minutus* en los especímenes tipo de dichas especies. Algunas diferencias observadas con los especímenes tipo correspondientes se atribuyeron a variabilidad intraespecífica. Por ejemplo el tamaño algo menor del m4 y los trigónidos ligeramente acortados en el tipo de *E. delicatus*, el menor tamaño del tipo de *E. simplex* y *H. valens* y el mayor tamaño y robustez de *D. bergii*.

En el caso particular de *E. simplex*, merece señalarse que Ameghino (1894) la diagnosticó por

su pequeño tamaño el cual sería comparable al de *Metaepanorthus minutus* (= *P. minutus*), se diferenciaría de esta especie por la ausencia de cúspide anterior y posterior (paracónido y metacónido de Ameghino) en el último premolar y por diferencias en la conformación de los incisivos superiores. En las colecciones del MACN no existen actualmente restos con dentición superior que hayan sido referidos a esta especie por Ameghino, por lo que los rasgos mencionados de los incisivos superiores no pudieron ser confrontados; los restantes especímenes asignados por Ameghino a *E. simplex* son todos referibles a *P. minutus*.

En el caso de *H. valens*, los rasgos diagnósticos dados por Ameghino (1891b) para esta especie, tipo de *Halmaselus*, incluyen rasgos menores que la diferenciaron de las restantes especies de *Epanorthus* y un rasgo más notable que es el p2 (=p3 de Ameghino) birradiculado. Sin embargo, como se detalla más abajo, aquí se consideró que la cantidad de raíces en el p2 es un rasgo polimórfico para *P. minutus*. Si bien Ameghino describe ciertas características de los premolares y primer molar el ejemplar tipo de *H. valens* actualmente sólo conserva los p3-m2 enteros, por lo que las características del p2 (birradiculado) se infieren sólo por sus alvéolos.

**Diagnosis, delimitación de la especie y variabilidad intraespecífica.** En sus diagnosis de *P. minutus* Ameghino (1887, 1889) caracterizaba principalmente a esta especie por su pequeño tamaño respecto de las restantes especies del género. Marshall (1980) también diagnosticó a *P. minutus* por ser la especie más pequeña del género y, adicionalmente, por tener molares más cortantes, p2 birradiculado en algunas especies, p3 grande en relación al m1, cúspide anterobasal del p3 grande, P1 birradiculado y cúspula anterobasal del P3 grande. De estos caracteres aquí se considera que, dado el menor largo proporcional de las entocrístidas y la mayor altura de las cúspides de los molares inferiores, éstos presentan cúspides más agudas y en este sentido, en cambio, menos cortantes y más punzantes. El p2 es efectivamente birradiculado en algunos especímenes (véase más abajo) pero esta variabilidad quizás se deba a que, a diferencia de otras especies, se conocen numerosos ejemplares que permiten registrar dicha variabilidad. Por lo tanto no se consideró a este polimorfismo un carácter diagnóstico. El p3 es tan alto respecto al m1 como en la mayoría de las especies de *Palaeotheres* (véase análisis morfométrico), la cúspide anterobasal del p3 puede o no estar presente (otro polimorfismo) y la cúspide anterobasal del P3 no es particularmente más grande que en otras especies del mismo género.

En el conjunto de restos asignados a *P. minutus* se observaron distintas expresiones de un mismo carácter que fueron interpretadas como variaciones de tipo intraespecífica. A continuación se detallan los caracteres que muestran variantes y algunos especímenes que sirven de ejemplo.

- Forámenes mentonianos: generalmente dos más raramente tres. El primero por debajo de la raíz anterior del m1 (o algo por detrás), el segundo entre p2 y p1 y el tercero entre las raíces del p3 (generalmente este forámen no está presente) Ej. MACN 8314-18.
- Puede aparecer el alvéolo del p2 separado por una trabécula ósea (p2 biraduculado?), ej. MACN 8318 y MACN 8347-8354 c. o el p2 entero donde se observa que es unirradiculado, ej. MACN 8297 y MACN 8298.

- Región anterior al p3 más larga y con alvéolos más grandes (tipo de *E. Complicatus* MACN 5671 y 5673-76) ó menos larga y alvéolos más pequeños (tipo *P. minutus* MACN 15 y MACN 5697).
- Raíces del p3: más juntas (tipo *P. minutus* MACN 15 y 5673-76) o más separadas (tipo de *E. simplex* MACN 5677 y MACN 8300).
- Tamaño del m4: reducido en relación al m3 (MACN 8300, MACN 5591-5618 a, MACN 2065, MACN 2066, MACN 5641 ) o no reducido en relación al m3 (tipo *P. minutus* MACN 15, MACN 8306, MACN 8317, MACN 8314).
- Largo del m1: más corto (MACN 8301) o más largo (tipo *P. minutus* MACN 15, MACN 2068).
- Largo del trigónido del m1: más largo (tipo *P. minutus* MACN 15) más corto (MACN 5591-5618 b y c, MACN 5642)
- Robustez, robustos (MACN 2069) poco robustos (todos los pequeños son más gráciles)
- Tamaño total: mediano a grande (el tipo, MACN 5654, MACN 5673, MACN 5674, MACN 2065, MACN 2069, MACN 5641, MACN 5642, MACN 8317, MACN 8314, MACN-SC 1204 y MLP 11-123) pequeños (MACN 5658, MACN 5644, MACN 5591, MACN 5618 a MACN 5618 e, MACN 8347-54 c y AMNH 9122).

En cuanto al tamaño total se pueden reconocer dos morfos, uno de tamaño relativamente pequeño y más grácil y otro más grande y robusto. Todos los especímenes provenientes de localidades pinturenses son relativamente más grandes y robustos, mientras que, entre los santacrucenses, predominan los de menor tamaño y gracilidad.

**Relaciones filogenéticas de *Palaeothentes minutus*.** Marshall (1980:127) había señalado a *P. minutus* como un “link” entre los Caenolestinae y Palaeothentinae dado que retendría “the stamp” de una dentición tubérculo sectorial; esta singularidad estaría dada por la presencia de “cónulo intermedio” en los M1-3, p2 birradiculado en algunos especímenes y p3 igual o más alto que el m1.

#### 1.3.5.2.2.c

*Palaeothentes pascuali* Bown y Fleagle, 1993

Lám. 9, figs. M-O

*Palaeothentes pascuali* Bown y Fleagle 1993, pág. 38, fig. 19.

**Tipo.** MACN 1293, rama mandibular izquierda fragmentada en tres partes con alvéolo del ?p2 y p3-m3 completos (Bown y Fleagle, 1993, fig. 19; Lám. 9, figs. M-O de este trabajo).

**Hipodigma.** Solo el ejemplar tipo.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Santacrucense s.s, Fm. Santa Cruz. Localidad de Monte Observación, Pcia. de Santa Cruz, Argentina.

**Medidas.** Tabla 18b.

**Diagnosis.** *Palaeothentes pascuali* se diferencia de las restantes especies del género por la siguiente combinación de caracteres: (1) coronas de los molares gráciles, (2) cúspides de los molares agudas (3) cristida oblicua de los m1-3 más paralela al eje dentario y (4) pequeño tamaño. Se diferencia de *P. minutus* por presentar el trigónido del m1 proporcionalmente más corto, la cristida oblicua de los m1-3 más paralela al eje dentario, el mayor desarrollo de la cresta posterior al metacónido de los m2-3 y por su menor tamaño.

**Comentarios.** La diagnosis original incluyó tres rasgos: pequeño tamaño, escasa diferencia de tamaños entre los m2-m3 y trigónido del m1 con la protocristida bien oblicua y presentando una fisura separando el metacónido de la protocristida (trigónido de tipo 3). Aquí se coincide en juzgar el pequeño tamaño como diagnóstico. Como puede verse en el análisis morfométrico *P. pascuali* es la especie del género que presenta el menor tamaño. En cuanto a la diferencia de tamaño entre los molares segundo y tercero, no se halló que *P. pascuali* difiera en este rasgo de los restantes *Palaeothentes* (véase, ACP I y tabla 9.a). En cuanto al tipo de trigónido del m1 se encontró que éste no difiere de la morfología observada en otras especies del género.

*P. pascuali* se distingue de las restantes especies de *Palaeothentes* por una combinación de caracteres. El tamaño, como se mencionó, la distingue de cualquier otra; aún más, en el contexto de los Paucituberculata, es una de las pocas especies de talla pequeña, la cual es sólo comparable con la de *Pichipilus riggsi* entre los Pichipilidae y con *Stilotherium dissimile* entre los Caenolestidae. La forma grácil de las coronas y el aspecto agudo de las cúspides diferencia a *P. pascuali* de cualquier especie del género excepto *P. minutus*; a su vez, de esta última se diferencia por su tamaño menor (20% menos), el menor largo del trigónido del m1 y la orientación más paralela de la cristida oblicua de los m1-3; en comparación con *P. pascuali* la cristida oblicua en *P. minutus* presenta un recorrido más curvo y oblicuo respecto de los ejes anteroposteriores de los molares.

Excepto el ejemplar tipo, el resto de los materiales que habían sido referidos originalmente a *P. pascuali* entran en el rango de variabilidad observada en *P. minutus*, por lo que fueron referidos a esta última. En relación al hipodigma original cabe señalar que el MACN-SC 3057 no se encuentra actualmente alojado en el repositorio correspondiente.

#### 1.3.5.2.2.d *Palaeothentes intermedius* Ameghino, 1887

Lám. 10, figs. A-C

*Palaeothentes intermedius* Ameghino, 1887, pág. 6, Bown y Fleagle, 1993, figs. 20 y 24.4.

*Epanorthus intermedius* Ameghino, 1889, pág. 274, lam I fig. 15.

*Epanorthus lepidus* Ameghino, 1891b, pág. 305; 1894, pág. 348; 1898, pág. 186.

*Metaepanorthus intermedius* Ameghino, 1894, pág. 348; 1898, pág. 186.

*Epanorthus lemoinei* (partim) Ameghino, 1894.

*Metriodromus crasidens* Ameghino, 1898, pág. 186.

*Palaeothentes lepidus* Sinclair, 1906, pág. 455.

*Propalaeothentes lepidus* Bown y Fleagle, 1993, pág. 45, figs. 23 y 25.4

Tipo de *Epanorthus intermedius*, MACN 2 un fragmento de rama mandibular derecha con porción basal del i1, alvéolos de los i2-p2 y p3-m3 completos (Lám. 10, figs. A-C).

Tipo de *Epanorthus lepidus*, MACN 5678 rama mandibular izquierda con la porción basal del i1, alvéolos de los i2-p2, p3-m4 completos (Marshall, 1980, fig. 22).

Tipo de *Metriodromus crasidens*, MACN 8508, rama mandibular derecha con alvéolo del i2, p3 entero, alvéolos del m1, m2 entero y alvéolos de los m3-4.

**Hipodigma.** AMNH 9122, rama mandibular izquierda con 3as y p3-m2 completos; AMNH 9597, rama mandibular derecha con alvéolos de los i2-3, 3as y p3-m3 completos; AMNH 9598, rama mandibular izquierda con fragmento de p3, m1-3 completos y am4; lote MACN 2063-2064, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN 5582, fragmento mandibular izquierdo con p3-m1; MACN 5584, rama mandibular derecha con alvéolos del m1 talónido del m2 y m3-4 completos; MACN 5585, rama mandibular derecha con alvéolos del m1 y m2-4 completos; MACN 5681, rama mandibular derecha con ai2-3, 3as, p3 entero, am1 (más un m1 izquierdo pegado en los alvéolos del m1 de este ejemplar); MACN 5682, rama mandibular izquierda con p3-m1; MACN 5683, rama mandibular izquierda con p3, alvéolos del m1 y m2 entero; MACN 5684-88 a, rama mandibular derecha con 3as y p3-m2 completos; MACN 8302, rama mandibular derecha con porción basal de i2, ai3, 3as, ap3-m1 y m2-4 completos; lote MACN 8303-05, rama mandibular derecha con m2-4; MACN 8311, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos del m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN 8508, rama mandibular derecha con alvéolos del i2, p3 entero, alvéolos del m1, m2 entero y alvéolos de los m3-4; MACN-SC 540, rama mandibular izquierda con m2-3 y alvéolos del m4; MACN-SC 732, rama mandibular izquierda con fragmento de m2, m3 entero y alvéolos del m4; MACN-SC 1131, rama mandibular derecha con m3-4; MACN-SC 1214, rama mandibular derecha con m1-2; MACN-SC 1215, rama mandibular izquierda con p3-m4 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 20); MACN-SC 1237, rama mandibular derecha con p3-m2 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 23); MACN SC 1238 (ex *P. lemoinei*), talónido de m1 izquierdo; MACN-SC 1262, M1 derecho aislado; MACN SC 1267 (ex *P. lemoinei*), rama mandibular izquierda con talónido del m1, m2-3 enteros y am4; MACN SC 1294 (ex *P. lemoinei*), rama mandibular derecha con ai2, 4as, p3, am1, m2-4 y am4; MACN-SC 1312, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN SC 1319 (ex *P. lemoinei*), rama mandibular derecha con alvéolo posterior del m1, am2, m3 y am4; MACN-SC 1378, maxilar izquierdo con M1-2; MACN-SC 1460, maxilar derecho con P3-M3, aP1-2 (ex *Adestis lemairei*, Bown y Fleagle, 1993, fig. 15.6); MACN-SC 1465, rama mandibular derecha con porción basal del i2, ai3, 3as y p3-m1 enteros;

MACN-SC 1630, rama mandibular derecha con p3-m3; MACN-SC 1467, rama mandibular derecha con ai2-3, 3as y p3-m1 enteros; MACN-SC 1468, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 1472, rama mandibular izquierda con m2-3 y alvéolos del m4; MACN-SC 1483, rama mandibular derecha con talónido de m1 y trigónido de m2; MACN-SC 1631, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1 y m2-3 enteros; MACN-SC 2930, M1 derecho aislado; MACN-SC 2936, rama mandibular derecha con m1-4; MACN-SC 2958, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m4 enteros; MACN-SC 2976, maxilar derecho con M2-3 y alvéolos del M4; MACN-SC 2944, rama mandibular izquierda con m2-3 y alvéolos del m4; MACN-SC 2903, rama mandibular izquierda con m1-2 y alvéolos del m3; MACN-SC 3012, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN-SC 3014, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1 y m2-4 enteros; MACN-SC 3017, rama mandibular izquierda con m1-3; MACN-SC 3027, M1 izquierdo aislado; MACN SC 3039, fragmento mandibular izquierdo con m2 y am3; MACN-SC 3160, rama mandibular izquierda con p3-m2 (ex *P. lepidus*; Bown y Fleagle, 1993, fig. 25.4); MACN-SC 3162, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1, m2 entero y alvéolo anterior del m3 (ex *A. owenii*); MACN-SC 3203, rama mandibular izquierda con raíz del p3 y m1-2 enteros; MACN-SC 3213, rama mandibular izquierda con alvéolos de los p1-2, p3-m3 enteros y raíces del m4; MACN-SC 3214, rama mandibular izquierda con p3-m1; MACN-SC 3225, M1 derecho aislado; MACN SC 3260 (ex *P. lemoinei*), rama mandibular izquierda con m2-4; MACN-SC 3289, rama mandibular derecha con m2 y alvéolos del m3; MACN-SC 3291, m2 izquierdo aislado; 3392 C (ex *P. lemoinei*), rama mandibular derecha con m3 y rm4; MACN-SC 3295, m1 izquierdo aislado; MACN-SC 3399 (ex *P. lemoinei*), rama mandibular izquierda con m2-3; MACN-SC 3416, rama mandibular derecha con m3-4; MACN-SC 3397 (ex *P. lemoinei*), rama mandibular izquierda con m2 y rm3; MACN-SC 3398, rama mandibular derecha con ai2-3, p3-m3 enteros y alvéolos del m4; MACN-SC 3405 a, rama mandibular derecha con m2; MACN-SC 3405 c, rama mandibular derecha con alvéolos de los i2-p2, p3 entero; MLP 11-48, fragmento mandibular derecho con m1-3 completos y alvéolos del m4; MLP 11-52, rama mandibular derecha con am1, m2, am3-4; MLP 11-53, fragmento mandibular derecho con raíz posterior del p3, talónido del m1 y m2 completo pero muy desgastado; MLP 11-127, fragmento mandibular derecho con porción basal del i2, ai3, 3as, p3-m3 completos y alvéolo anterior del m4; MLP 11-131, fragmento mandibular derecho con alvéolo posterior del p2 y p3-m1 completo; MLP 55-XII-13-147, fragmento de rama mandibular izquierda con p2-m1; MLP 55-XII-13-150, fragmento mandibular derecho con m2-4 completos; NMNH 5937, rama mandibular izquierda con ai2-3, 3as, p3 entero, fragmento de m1, m2 entero, raíces del m3 y alvéolos del m4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano- Medio. Todos los ejemplares MACN fueron colectados por Carlos Ameghino y todos los MACN-SC por Bown y Fleagle.

Localidades de la Fm. Santa Cruz.: *Yegua Quemada*, MACN 8303-05. *Sehuen*, MACN 8508. *La Cueva*, MACN 8302, MACN 8508. *Santa Cruz*, MACN 2, MLP 11-127, MLP 11-131. *Río Chalia*, MACN-SC 3398, MACN-SC 3405 a, MACN-SC 3405 c, MACN-SC 3416, MACN-SC 3399;



MACN-SC 3392 C, MACN-SC 3397. **Monte Observación**, MACN 5582, MACN 5584, MACN 5585, MACN 5678, MACN 5681, MACN 5682, MACN 5683, MACN 8311, NMNH 5937, AMNH 9122, AMNH 9597, AMNH 9598, MACN 5684-88 a, MACN-SC 3012, MACN-SC 3014, MACN-SC 3017, MACN-SC 3027, MACN SC 3039, MACN-SC 2958, MACN-SC 3295, MACN-SC 1237, MACN-SC 1262, MACN SC 1267, MACN SC 1294, MACN-SC 1312, MACN SC 1319, MACN-SC 1378, MACN-SC 1460, MACN-SC 1630, MACN-SC 1467, MACN-SC 1468, MACN-SC 1631, MACN-SC 2930, MACN-SC 2976, MACN-SC 2903, MACN-SC 3160, MACN-SC 3203, MACN-SC 3214, MACN-SC 3225, MACN-SC 3289, MACN-SC 3291. **Monte León**, MLP 55-XII-13-150, MLP 55-XII-13-147, MACN 2063-2064, MACN-SC 1214, MACN-SC 1215, MACN-SC 1465, MACN-SC 1472, MACN-SC 1483, MACN-SC 2936, MACN-SC 2944. **Ea. La Cañada**, MACN-SC 3162. **Sin datos**, MLP 11-48, MLP 11-52, MLP 11-53.

Localidades de la Fm. Pinturas. **Ea. Los Toldos** (cerca el casco), MACN-SC 540. **Ea. Ana María** (Loma de las Ranas), MACN-SC 1131. **Ea. El Carmen**: MACN-SC 3213. **Gobernador Gregores** (Fm. ?Pinturas), MACN-SC 732. **Cueva de las manos**: MACN SC 3260. **Lago Cardiel** (Fm. ?Pinturas), MACN SC 1238.

**Medidas.** Tablas 18c y 19d.

**Diagnosis.** *Palaeothentes intermedius* se diferencia de las restantes especies de *Palaeothentes* por la siguiente combinación de caracteres: (1) ausencia de paracono en los M1-2, (2) molares gráciles y (3) cúspides bajas; se diferencia de *P. lemoinei* por su menor tamaño y por la gracilidad de sus molares; se diferencia de *P. minutus* por su mayor tamaño y por presentar cúspides bajas; se diferencia de *P. marshalli* y *P. migueli* por la ausencia de paracono en el M1; se diferencia de *P. marshalli* por el menor tamaño del paracónido del m1 y la ausencia de paracono en los M1-2; se diferencia de *P. migueli* por la ausencia de paracono en los M1-2, el menor desarrollo de la cresta anterior del trigónido del m1 y por su mayor tamaño.

**Comentarios.** En la diagnosis dada por Ameghino en 1889, el autor habló de la presencia de un p1 birradiculado. Posteriormente (Ameghino, 1890) con el estudio de *E. holmbergi* (= *P. lemoinei*) dedujo que los dientes entre el p3 y el i2 (de la homología propuesta aquí) eran todos unirradiculados y probablemente esta interpretación la hizo extensiva a las restantes especies de *Epanorthus*, es decir, incluyendo a *E. intermedius*. Como se señaló en la sección homologías existen escasos ejemplares en los que se pudo corroborar la presencia de p2 (nunca p1) birradiculados, todos ellos son referibles a *P. minutus*.

El concepto actual de *P. intermedius* incluye dos especies de Ameghino: *Metriodromus crasidens* y *Epanorthus lepidus*. *M. crasidens* es considerada sinónima de *P. intermedius* dado que presenta todos sus caracteres diagnósticos; por otro lado, presenta ciertas particularidades como la combinación de una rama mandibular baja, el tamaño grande del molar y el pequeño tamaño del p3;

no obstante, el espécimen tipo entra dentro del rango de variación de la especie. *Epanorthus lepidus*, por su parte, fue diagnosticada en comparación con *E. intermedius* (= *P. intermedius*) y distinguida por ser más grácil y por presentar tres forámenes mentonianos. En este trabajo, en cambio, se interpretan a estos dos rasgos mencionados por Ameghino como variabilidad intraespecífica de *P. intermedius* y a ambas especies sinónimas.

La sinonimia entre *E. lepidus* y *P. intermedius* también fue propuesta por Marshall (1980). En relación al concepto de *P. intermedius* dado por este autor cabe señalar que, como resultado de esta revisión, no se reconocen como sinónimos de *P. intermedius* a *Epanorthus inaequalis*, *Halmadromus vagus* y *Metriodromus arenarus* todos considerados aquí sinónimos de *Acestis spegazzinii* (capítulo VI, 1.3.5.3.1.b).

En base a *Epanorthus lepidus*, Bown y Fleagle (1993) erigieron un nuevo género de paleoténtidos, *Propalaeothentes*, el cual tuvo entonces como especie tipo a *Propalaeothentes lepidus*. Como se señaló más arriba este género es considerado en esta revisión sinónimo de *Palaeothentes* debido a que su especie tipo es sinónima de *P. intermedius*. Los rasgos genéricos de *Propalaeothentes* fueron discutidos previamente (capítulo VI, 1.3.5.2.2). Los rasgos propios de *P. lepidus*, fueron determinados por Bown y Fleagle (1993) en comparación con *Propalaeothentes hatcheri* (= *P. minutus*), la otra especie incluida en *Propalaeothentes*. Entre esos rasgos se incluyeron su mayor tamaño y el mayor largo de la paracrístida del m1. En cuanto al mayor tamaño de *P. lepidus* respecto de *P. hatcheri* éste es equivalente al que ocurre entre los especímenes referidos a *P. intermedius* y *P. minutus*. Con relación al carácter corto de la paracrístida en *P. hatcheri*, este rasgo ya fue discutido en relación a la sinonimia de *P. hatcheri* y *P. minutus*. Adicionalmente, Bown y Fleagle mencionaron otras características de *P. lepidus* como el pequeño tamaño del p3, la ausencia de “bifurcación” en el paracónido del m1 y el alargamiento de los serie dentaria antemolar. En el ejemplar tipo de *P. lepidus*, MACN 5678, el p3 es pequeño pero no menos que por ejemplo el MLP 11-127, ni está muy por debajo del paracónido del m1 comparado con otros ejemplares referidos a *P. intermedius*. La serie i2-p2 parece ser más alargada que en otros especímenes referidos a *P. intermedius*, pero no se ha apreciado que la “bifurcación del paracónido” esté ausente; además de los rasgos mencionados, los forámenes mentonianos en *P. lepidus* coinciden con los del resto de los ejemplares asignados a *P. intermedius*. El MACN 5678 es inseparable de *P. intermedius*, presentando todos los rasgos diagnósticos de esta especie.

*P. intermedius* es un paleotentino de tamaño intermedio entre las especies más pequeñas (*P. pascuali*, *P. migueli*) y la más grande (*P. aratae*). La morfología de sus molares es semejante a la de *P. minutus* dado que comparte con esta especie la ausencia de paracono y la forma grácil de las coronas de los molares; sin embargo se diferencia de *P. minutus* por su mayor tamaño y la menor altura de las cúspides de los molares inferiores (entocónido, metacónido y protocónido) y superiores (StB, StC+D y metacónulo). En comparación con *P. lemoinei*, *P. intermedius* es de menor tamaño y las coronas de sus molares son gráciles, es decir, no son basalmente anchas. En comparación con *P. marshalli* y *P.*

*migueli*, *P. intermedius* presenta ciertos rasgos derivados como la ausencia de paracono en los molares superiores y un menor tamaño del metacono.

Existe, en el conjunto de especímenes referidos a *P. intermedius*, un morfo compuesto por especímenes de tamaño relativamente grande y otro de ejemplares de menor tamaño. El primero incluye al tipo de *P. intermedius* y el segundo al tipo de *P. lepidus*. Más allá de las diferencias en la talla, no existen otras diferencias en la morfología dentaria de los especímenes incluidos en cada uno. La variabilidad intraespecífica que se detalla más abajo no se encuentra asociada a alguno de ellos en particular.

En el conjunto de materiales referidos a *P. intermedius* se observó, de manera similar a lo que ocurre en *P. minutus*, cierta variabilidad morfológica. A continuación se detallan los caracteres en los que se apreciaron variantes y algunos especímenes que ejemplifican cada caso.

- Tamaño total: ejemplares de tamaño pequeño MLP 11-127, MACN 5585, MACN 5681, 5683, MACN-SC 3014, MACN-SC 1465, MACN-SC 1630, MACN-SC 2936, MACN-SC 3160, MACN-SC 1237, MACN-SC 3214, MACN-SC 1378, MACN-SC 2976, MACN-SC 1262, MACN-SC 3027, MACN-SC 2903 y MACN-SC 2930, ejemplares de tamaño mayor, el tipo y MACN 5647, MACN 8303, MACN 5684, MACN-SC 1467, MACN-SC 540, MACN 2063.
- Tamaño del p3, en general los incluidos en el morfo pequeño tienen p3 de menor tamaño proporcional.
- Morfología del trigónido del m1: trigónidos más angostos, en general los de menor tamaño o más anchos en los de mayor tamaño.
- Mayor o menor profundidad del valle que separa el paracónido de la cresta anterior.
- Cíngulo anterior del M1 variable en largo pero nunca alcanzando el largo presente en los decaestinos.

Estas diferencias no se distribuyen en grupos morfológicamente homogéneos sino que se dan aparentemente al azar. Por ejemplo el MACN-SC 1467 presenta tamaño grande, trigónido con valle amplio y p3 pequeño, el MACN-SC 2958 molares robustos, p3 pequeño, trigónido con valle amplio y el MACN-SC 1465, tamaño pequeño, trigónido con valle profundo y p3 pequeño.

En cuanto a las relaciones de parentesco propuestas para *P. intermedius* se plantearon tanto su mayor afinidad con *P. primus* (Marshall, 1980) como con *P. marshalli* y *P. migueli* (Bown y Fleagle, 1993). Marshall (1980: 70) diagnosticó a *P. primus* por tener un p3 de mayores dimensiones que en *P. intermedius* (aunque en el mismo trabajo opina también lo contrario, Marshall 1980: 105). Este autor consideró, sin embargo, que el tamaño del p3 y el mayor tamaño total de *P. primus* son solo diferencias menores y que las dos especies forman parte de un mismo linaje filogenético en el que *P. primus* es la especie ancestral. Bown y Fleagle (1993) reconocieron tres caracteres agrupando a *P. intermedius*, *P. marshalli* y *P. migueli*: p3 levemente más bajo que el paracónido del m1, marcada disminución en altura de la rama mandibular y decrecimiento en tamaño total a través del tiempo. En cuanto al primer carácter, aquí se juzgó que el p3 es en todos los Palaeothentidae de menor o igual altura que el paracónido del m1; en relación al segundo carácter, en este trabajo no se observó tal

disminución de alturas en el cuerpo mandibular. Los resultados de este análisis filogenético indican que *P. intermedius* está más cercanamente emparentado a las restantes especies incluídas ahora en *Palaeothentes* que a *P. primus*; la propuesta de mayor afinidad de *P. intermedius* con *P. marshalli* y *P. migueli* es compatible con los resultados de este trabajo. No obstante, aquí se halló que *P. intermedius* es más semejante, en cuanto a rasgos cualitativos, a *P. lemoinei*; los rasgos que permiten diferenciar a estas dos especies son el mayor tamaño y robustez (coronas basalmente más anchas) de *P. lemoinei* respecto de *P. intermedius*.

#### 1.3.5.2.2.e

*Palaeothentes lemoinei* Ameghino, 1887

Lám. 10, fig. D

*Palaeothentes lemoinei* Ameghino, 1887, pág. 6, Bown y Fleagle, 1993, fig. 21 y 25.2

*Epanorthus lemoinei* Ameghino, 1889, pág. 273, lam. I figs. 13-14; 1894, pág. 347, fig. 36-38; 1898, pág. 186, figs. 50e-g.

*Epanorthus holmbergi* Ameghino, 1890, pág. 157, fig. 8.

*Epanorthus ambiguus* Ameghino, 1891b, pág. 305; 1894, pág. 347; 1898, pág. 186.

*Metaepanorthus holmbergi* Ameghino, 1894, pág. 349, fig. 39; 1898, pág. 186; 1902a, pág. 222; 1903, fig. 100.

*Pilchenia lobata* Ameghino, 1903, pág. 128, fig. 50.

*Palaeothentes ambiguus* Sinclair, 1906, pág. 454.

*Palaeothentes holmbergi* Sinclair, 1906, pág. 455.

*Palaeothentes lobata* Marshall y Pascual, 1977, pág. 111, fig. 6.

Tipo de *Palaeothentes lemoinei* MACN 3, rama mandibular derecha con m1-4 (Lám. 10, fig. D).

Tipo de *Epanorthus holmbergi* MACN 2071, rama mandibular derecha con alvéolos del p2, p3-m1 enteros, trigónido de m2 y m3-4 enteros.

Tipo de *Epanorthus ambiguus* MACN 5565, rama mandibular derecha con m2-4.

Tipo de *Pilchenia lobata* MACN 52-379, fragmento mandibular derecho con m2 (Ameghino, 1903, fig. 50).

**Hipodigma.** El tipo y los FMNH P 15264, fragmento mandibular izquierdo con 3as, p3-m2 (m2 sin hipocónido) y alvéolo anterior del m3; MACN 4, fragmento de M1 izquierdo aislado; MACN 5567, rama mandibular izquierda con fragmentos de m1-3 y alvéolo anterior del m4; MACN 5568, maxilar izquierdo con P3-M3 y alvéolos del M4 (Marshall 1980, fig. 26); MACN 5570, rama mandibular izquierda con p3-m3 enteros, fragmento de m1 y m4; MACN 5571, rama mandibular izquierda con m1-m4; MACN 5572, rama mandibular derecha con 3as y p3-m1 enteros; MACN 5573, fragmento mandibular derecho con porción basal del i2, 4as, p3 entero y alvéolo anterior del m1; MACN 5574,

rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 4as, p3 entero y alvéolos del m1; MACN 5575, fragmento mandibular izquierdo con 2as y p3 entero; MACN 5576, maxilar derecho con M1-2; MACN 5577, maxilar izquierdo con M1-4; MACN 5679, rama mandibular izquierda con m2-3 (ex *Epanorthus lepidus*); MACN 5680, rama mandibular izquierda con m3-4 (ex *Epanorthus lepidus*); MACN 5686, rama mandibular derecha con p3 y raíces de los m1-2; MACN 5687, rama mandibular derecha con m1-2 (ex *Epanorthus lepidus*); MACN 5688, rama mandibular derecha con alvéolos de los 2as, p2-3 enteros y trigónido del m1; MACN 8291, rama mandibular izquierda con 1as, dos dientes unirradiculados y p3-m3 enteros y fragmento de m4; MACN 8292, rama mandibular derecha con ai2, 4as y p3-m4 enteros; MACN 8293, rama mandibular izquierda con i2-3, 3as y p3-m4 enteros (Marshall, 1980, fig. 25); MACN 8294, rama mandibular derecha con talónido del m1, m2-3 enteros y fragmento de m4; MACN 8295, rama mandibular izquierda con i2, ai3, 2as y p3-m4 enteros; MACN 8312-8313, maxilar derecho con P2-M1 y fragmento de M2; MACN 10244, rama mandibular derecha con i2-3, 3as y p3-m2 enteros; MACN-SC 1140, M2 izquierdo aislado; MACN-SC 1151, m1 derecho aislado; MACN-SC 1203, rama mandibular derecha con raíces del m1, m2-3 completos y trigónido del m4; MACN-SC 1230, rama mandibular izquierda con m3-4; MACN-SC 1242, m2 izquierdo aislado; MACN-SC 1249, rama mandibular izquierda con porción basal del i2-3, 3as, p3-m3 completos y alvéolos del m4 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 21); MACN-SC 1252, rama mandibular izquierda con alvéolos del i2-3, 3as, ap3 y m1 entero; MACN-SC 1255, rama mandibular derecha con alvéolo del i2-3, 3as y p3-m3 enteros; MACN-SC 1265, rama mandibular izquierda con 2as y p3 entero; MACN-SC 1270, rama mandibular izquierda con m2-3; MACN-SC 1305, rama mandibular izquierda con fragmento de m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN-SC 1307, rama mandibular derecha con alvéolos del m2 y m3-4 enteros; MACN-SC 1309, talónido de m1 derecho; MACN-SC 1311, M2 izquierdo aislado; MACN-SC 1334, maxilar izquierdo con P3-M4 (ex *Acdestis owenii*); MACN-SC 1356, rama mandibular derecha con p3, fragmento de m1, m2 entero y fragmento de m3; MACN-SC 1369, M2 izquierdo aislado; MACN-SC 1374, rama mandibular derecha con m2 y alvéolos del m3; MACN-SC 1379 (ex *P. aratae*), rama mandibular izquierda con alvéolos del m1, m2 entero y alvéolos del m3; MACN SC 1382, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 3as, p3 entero, alvéolos de los m1-2 y m3 entero (ex *P. intermedius*); MACN-SC 1463, rama mandibular derecha con m1-3; MACN-SC 1471, m1 izquierdo aislado; MACN-SC 1474, rama mandibular izquierda con m1-3; MACN-SC 1475, rama mandibular izquierda con raíces del p3 y m1-2 enteros; MACN 1476, maxilar derecho con M1-3 gastados (ex *Acdestis owenii*); MACN-SC 1477, maxilar izquierdo con M3-4 (ex *Acdestis owenii*); MACN-SC 1479, rama mandibular derecha con m2-3; MACN-SC 1616, M1 derecho aislado; MACN-SC 1617, rama mandibular izquierda con talónido de m2, m3 entero y fragmento de m4; MACN-SC 1752, maxilar derecho con M2-4; MACN-SC 2881, rama mandibular derecha con 2as y p3-m1 enteros; MACN-SC 2912, m1 derecho aislado fragmentario; 2920, M1 izquierdo; MACN-SC 2922, maxilar derecho con fragmento de M1 y M2-3 enteros; MACN-SC 2941, maxilar derecho con M1-3 (ex *Acdestis owenii*); MACN-SC 2953, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1 y m2-4 enteros; MACN-SC 2977, fragmento de maxilar derecho con M2; MACN-SC

2989, m1 derecho aislado; MACN SC 3013, rama mandibular izquierda con alvéolos del m2, m3 entero, alvéolos del m4 (ex *P. intermedius*); MACN-SC 3015, rama mandibular derecha con ai2-3, 3as, p3 entero, alvéolos del m1 y m2 enteros; MACN-SC 3025, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2, i3, dos dientes unirradiculados, a?p2, fragmento de p3 y m1-4 completos (Bown y Fleagle, 1993, fig. 25.2); 3031, rama mandibular derecha con m2 y am3 (ex *Acdestis owenii*); MACN-SC 3035, m1 izquierdo aislado; MACN-SC 3043, rama mandibular derecha con porción basal del i2, ai3, 3as y p3-m2 enteros; MACN-SC 3045, rama mandibular derecha con p3-m1; MACN-SC 3046, m2 izquierdo aislado; MACN-SC 3056, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 3202, m1 derecho aislado; MACN-SC 3212, m1 derecho aislado; MACN-SC 3234, M1 izquierdo; MACN-SC 3238, m1 derecho aislado; MACN-SC 3250, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN-SC 3412, m2 derecho aislado; MACN-SC 3419 A, M1 izquierdo aislado; MLP 11-56, rama mandibular derecha con porción basal de i2, 3as y p3 entero; MLP 11-129, rama mandibular derecha con i2-3, 3as y p3 entero; MACN-SC 1272, M2 derecho (ex *Acdestis owenii*); MACN-SC 1291, M2 derecho (ex *Acdestis owenii*).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano- Medio. El ejemplar tipo de *Pilchenia lobata* (MACN 52-379) procede de niveles “Notohipidenses” de la zona de Karaiken, Pcia. de Santa Cruz. Todos los ejemplares MACN fueron colectados por Carlos Ameghino y todos los MACN-SC por Bown y Fleagle.

Localidades de la Fm. Santa Cruz.:

**Monte Observación**, FMNH P 15264, MACN 5570, MACN 5571, MACN 5572, MACN 5576, MACN 5577, MACN 5679, MACN 10244, MACN 5573, MACN 5574, MACN 5575, MACN 5680, MACN 5686, MACN 5687, MACN 5688, MACN-SC 1379, MACN-SC 1272, MACN-SC 1334, MACN-SC 2920, MACN-SC 3031, MACN-SC 3234, MACN-SC 1291, MACN-SC 1140, MACN-SC 1151, MACN-SC 1249, MACN-SC 1252, MACN-SC 1255, MACN-SC 1265, MACN-SC 1270, MACN-SC 1305, MACN-SC 1307, MACN-SC 1309, MACN-SC 1311, MACN-SC 1356, MACN-SC 1369, MACN-SC 1374, MACN SC 1382, MACN-SC 1752, MACN-SC 2912, MACN-SC 2922, MACN-SC 2953, MACN-SC 2977, MACN-SC 2989, MACN SC 3013, MACN-SC 3015, MACN-SC 3025, MACN-SC 3035, MACN-SC 3043, MACN-SC 3045, MACN-SC 3046, MACN-SC 3056, MACN-SC 3202, MACN-SC 3212, MACN-SC 3238, MACN-SC 3250. **Monte León**, MACN-SC 1476, MACN-SC 2941, MACN-SC 2881, MACN-SC 1203, MACN-SC 1230, MACN-SC 1463, MACN-SC 1471, MACN-SC 1474, MACN-SC 1475, MACN-SC 1479, MACN-SC 1477, MACN 1476, MACN-SC 2941. **Corriguen- Kaik**, MACN 8291. **La Cueva**, MACN 8292, MACN 8294, MACN 8295, MACN 8312-8313. **Santa Cruz**, MACN 3, MACN 4, MLP 11-129. **Yegua Quemada**, MACN, 8293. **Sehuen**, MACN 5565, MACN 5567, MACN 5568. **Sin datos**, MACN 2071, MLP 11-56.

Localidades de la Fm. Pinturas.

**Gobernador Gregores**, MACN-SC 1242, MACN-SC 1616, MACN-SC 1617. **Río Chalia**, MACN-SC 3412, MACN-SC 3419 A.

**Medidas.** Tablas 18d y 19e.

**Diagnosis.** *Palaeothentes lemoinei* se diferencia de las restantes especies del género por el carácter ancho de la base de las coronas y la ausencia de paracono de los M1-2. Se diferencia de *P. aratae* por su menor tamaño, el menor gradiente de tamaños m1-4, la ausencia de paracono en el M1 y la mayor saliencia del protocono del M1. Se diferencia de *P. intermedius* por su mayor tamaño y por presentar coronas anchas en la base.

### **Comentarios**

**Comentarios taxonómicos.** *P. lemoinei* fue caracterizada por Ameghino (1889) en comparación con *P. aratae*; de este modo, los caracteres diagnósticos de *P. lemoinei* incluían su tamaño total, menor al de *P. aratae*, y el menor tamaño proporcional del m1. En este estudio se coincide con dichas apreciaciones pero el menor tamaño proporcional del m1 en *P. lemoinei* respecto de *P. aratae* quedó expresado en este trabajo como menor gradiente de tamaños m1-4.

*E. holmbergi* fue diagnosticada por Ameghino (1890) en base a su tamaño total mayor, posición de los forámenes mentonianos y la posición casi horizontal del primer incisivo inferior; ninguno de los caracteres mencionados admite su separación específica dentro de *Palaeothentes*; el i2 presenta las mismas características que los i2 conocidos para otros paleoténtidos y en los restantes rasgos de la anatomía dentaria, *E. holmbergi* presenta una total identidad con *P. lemoinei*.

Ameghino (1891b) caracterizó a *E. ambiguus* por ser de tamaño intermedio entre *E. lemoinei* y *E. aratae*, y por diferencias menores con estas especies relacionadas a la forma del m4 y de la rama mandibular. Sin embargo, la morfología de los molares del ejemplar tipo de *E. ambiguus* es coincidente con la del tipo de *P. lemoinei* por lo que aquí se propone, como lo hicieron autores anteriores (Marshall, 1980; Bown y Fleagle, 1993), la sinonimia entre ambas.

Una mención especial merece la sinonimia con *Pilchenia lobata*. *P. lobata* fue fundada por Ameghino en base a un molar inferior aislado. Luego de los estudios de Ameghino, Marshall y Pascual (1977) refirieron dos nuevos ejemplares a *P. lobata* (MLP 68-I-17-208 y MLP 68-I-17-209) y posteriormente Patterson y Marshall (1978) y Marshall (1980) consideraron a esta especie un sinónimo junior de *P. lemoinei*. Esta decisión taxonómica fue también adoptada en el presente estudio pero los especímenes referidos son, por el contrario, asignados al decaestino *T. simpsoni* (véase capítulo VI, 1.3.5.3.2.a).

**Variabilidad intraespecífica.** Al igual que en *P. minutus* y *P. intermedius*, en *P. lemoinei* se observó cierta variabilidad intraespecífica. A continuación se detallan los dos caracteres variables, con ejemplares representativos de las distintas formas.

- Ancho trigónido/talónido del m1: en los m1 existen diferencias en el ancho del trigónido, trigónidos anchos (MACN-SC 1151 y MACN 3), trigónidos más estrechos y algo más largos (MACN-SC 1474, MACN-SC 3025, MACN-SC 3202 ).
- Tamaño total: pequeños (FMNH P 15264, MACN 5680, MACN-SC 1230, MACN-SC 3043, MACN-SC 2881, MACN 5687) grandes (MACN 3, MACN 5571, MACN 5572, MACN-SC 1249).

#### ***Relaciones filogenéticas de Palaeothentes lemoinei.***

En cuanto a las afinidades de *P. lemoinei*, fue propuesto su más cercano parentesco con *Pilchenia lucina* (Marshall, 1980) así como con *P. minutus* y *P. pascuali* (Bown y Fleagle, 1993). Marshall indicó a *P. lucina* como el ancestro de *P. lemoinei*; ambas especies formarían un linaje en el cual los cambios principales habrían estado vinculados a un pequeño incremento en el tamaño total y una disminución en el tamaño proporcional del p3. Bown y Fleagle, al igual que Marshall, consideraron a *P. lemoinei* como un avanzado paleotentino pero más cercanamente emparentado a *P. minutus* y *P. pascuali*; según estos autores las tres especies compartirían tener molares cortantes y metacónulo (“*hypocone plataform*” Bown y Fleagle, 1993:49) del M1 saliente lingualmente. En este estudio no se halló que los molares de estas especies sean particularmente cortantes sino, por el contrario, que los molares de *P. minutus* y *P. pascuali* presentan cúspides más bien punzantes (el carácter cortante de los molares fue discutido en la descripción de caracteres, capítulo V, 1.3). Respecto a la saliencia lingual del metacónulo, no se encontraron diferencias notables entre las distintas especies de *Palaeothentes*. Como resultado de la filogenia presentada en esta tesis *P. lemoinei* forma parte de una politomía con las restantes especies aquí incluidas en *Palaeothentes*; estos resultados son entonces compatibles con la propuesta filogenética de Bown y Fleagle pero no así con la de Marshall dado que *Pilchenia* resultó un taxón basal a Palaeothentidae + Abderitidae.

#### **1.3.5.2.2.f**

*Palaeothentes migueli* Bown y Fleagle, 1993

Lám. 10, figs. E-L

*Palaeothentes migueli* Bown y Fleagle, 1993, pág. 32, figs. 17 y 25.1.

**Tipo.** MACN-CH 1338, rama mandibular derecha con alvéolos de los i2 y ?p2, p3-m2 enteros (Bown y Fleagle, 1993, fig. 17; Lám. 10, figs. E-F).

**Hipodigma.** El tipo y los MACN-CH 1381, rama mandibular derecha con m1-2; MACN-CH 1462, M1 derecho aislado (Bown y Fleagle, 1993, fig. 25.1; Lám. 10, figs. K-L), MACN-CH 1459, fragmento de maxilar derecho con M1; MACN-CH 1372, rama mandibular izquierda con fragmento de p3 y m1 entero; MACN-CH 1342, rama mandibular derecha con m2-3 y alvéolos del m4; MACN-CH 1335, rama mandibular derecha con m2-4 (Lám. 10, figs. I-J); MACN-CH 1376, rama mandibular izquierda con 2as, ap3 y m1-2 enteros; MACN-CH 1464, rama mandibular izquierda con p3-m2;



MACN-CH 1428, rama mandibular derecha con m2; MACN-CH 1386, rama mandibular izquierda con m2-3 y alvéolos del m4; MACN-CH 1344, rama mandibular derecha con m2-3 y alvéolos del m4; MACN-CH 1362, m1 derecho aislado; MACN-CH 1364, m1 derecho aislado; MACN-CH 1375, rama mandibular izquierda con m2-3; MACN-CH 1327, rama mandibular izquierda con p3-m1; Cenpat 6, rama mandibular izquierda con ai2-3, 2as, ?p2-m3 completos y alvéolos del m4 (Lám. 10, figs. G-H); Cenpat 5, rama mandibular derecha con alvéolos de los ai2-3, 3as y p3-m2 enteros; Cenpat 8, fragmento mandibular derecho con m3-4 completos; MPEF-PV 5287, fragmento mandibular derecho con m1-2; MPEF-PV 5294, fragmento mandibular izquierdo con m2-3; MPEF-PV 5297, rama mandibular izquierda con m3-4 completos y MPEF-PV 5301, fragmento mandibular izquierdo con la porción basal del i2-3, 3as y p3-m1 completos.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Mbo. Trelew, Fm. Sarmiento. Localidad de Gaiman, Pcia. del Chubut, Argentina. Para más detalles acerca de los distintos nombres con los que se ha conocido la localidad de Gaiman véase Goin *et al.* (2007).

**Medidas.** Tablas 18e y 19f.

**Diagnosis.** *Palaeothentes migueli* se diferencia de las restantes especies de *Palaeothentes* por la siguiente combinación de caracteres: (1) molares gráciles, (2) paracono del M1 presente, (3) paracónido reducido y (4) pequeño tamaño. Se diferencia de *P. minutus* por la presencia de paracono en el M1, menor altura de las cúspides de los molares inferiores y superiores (menos agudas) y por el mayor tamaño proporcional de la cresta anterior del trigónido del m1; se diferencia de *P. pascuali* en la orientación más oblicua de la crístida oblicua de los m1-3, por su mayor tamaño y por tener más desarrollada la cresta anterior del trigónido del m1; se diferencia de *P. marshalli* por el menor tamaño del paracónido del m1, por la menor diferencia de tamaños m1-2, mayor diferencia de tamaños m2-3 y por su menor tamaño total.

**Descripción y comentarios.** *P. migueli* es un paleotentino de muy pequeño tamaño, de dimensiones similares a *P. minutus*. En los molares inferiores el trigónido del m1 se caracteriza por ser proporcionalmente largo y ancho; en su cara anterior se observa un valle profundo separando el paracónido de la cresta anterior (aunque en algunos ejemplares como el MACN-CH 1362 la separación entre ambas estructuras es menos marcada). El aspecto más largo del trigónido del m1, cuando comparado con el de *P. minutus*, se debe a que la cresta anterior es más larga. El paracónido también está bien desarrollado, aunque sin alcanzar la robustez del presente en *P. marshalli*.

Al igual que en otros paleotentinos (*e.g.* *P. minutus*) existe cierta variabilidad en cuanto al aspecto general de los molares; algunos tienen un aspecto más robusto (*e.g.* MACN-CH 1428), mientras que otros son más gráciles (el tipo y el CENPAT 5). También existe variación de tamaños, dentro de los más grandes se encuentra el MACN-CH 1364 y entre los pequeños los MPEF-PV 5301 y MPEF-PV 5297. Los ejemplares referidos a esta especie entran dentro del rango de tamaños de *P. minutus*; sin embargo, los molares inferiores de *P. migueli* se diferencia de *P. minutus* por la

morfología del paracónido del m1, el cual es algo columnar (*i.e.* menos comprimido anteroposteriormente) y por que los entocónidos y metacónidos de los m2-3 son más bajos (*i.e.* menos agudos).

De la dentición superior sólo se conocen dos M1; estos molares son también semejantes en tamaño a aquellos de *P. minutus*, pero se diferencian por el carácter menos alto del metacónulo. En *P. minutus* de forma conjunta con la mayor altura de las cúspides de los molares inferiores, el metacónulo es proporcionalmente más alto en relación a la cuenca del trígono. Pero la característica que más claramente diferencia al M1 de *P. migueli* de las restantes especies de *Palaeothentes* (excepto *P. marshalli*) es la presencia de paracono (véase figs 10 K-L). *P. aratae* también retiene el paracono en el M1 pero en este caso dicha cúspide se encuentra mucho más reducida. Otro rasgo para resaltar de la morfología del M1 de *P. migueli* es la presencia de cúspide premetaconular, la cual en el ejemplar MACN-CH 1459 es de gran tamaño.

Bown y Fleagle (1993) consideraron como rasgos diagnósticos de *P. migueli* su pequeño tamaño y la profunda “bifurcación” del paracónido del m1 (véase discusión del carácter 18, capítulo V, 1.3). Dado que este segundo carácter sería compartido con *P. marshalli* dichos autores propusieron, además, que el más cercano parentesco de *P. migueli* fue con *P. marshalli*. Aquí se coincide con Bown y Fleagle en que la mitad anterior del trigónido de *P. marshalli* y *P. migueli* son semejantes; en ambos existe un valle relativamente amplio entre el paracónido y la cresta anterior. No obstante estas similitudes mencionadas, la cresta anterior del trigónido de *P. marshalli* está mucho más desarrollada que en *P. migueli* (véase descripción del carácter 18 del análisis filogenético) constituyendo uno de los rasgos que diferencia a ambas especies (y a *P. marshalli* de cualquier *Palaeothentes*). *P. migueli* también es similar a *P. marshalli* en la presencia de paracono en el M1 y en el tamaño proporcional de esta cúspide respecto de la StB; sin embargo, en el contexto del análisis filogenético realizado éstos no constituyeron rasgos derivados. De acuerdo a la distribución de presencia-ausencia de paracono y del tamaño relativo del paracono respecto de la StB, parece más probable que las similitudes mencionadas constituyan simplesiomorfias. De todos modos, en la filogenia presentada el más cercano parentesco de *P. migueli* permaneció irresuelto, por lo que estos resultados son compatibles con las propuestas filogenéticas previas.

#### 1.3.5.2.2.g

*Palaeothentes marshalli* Bown y Fleagle, 1993

Lám. 10, figs. M-R

*Palaeothentes marshalli* Bown y Fleagle, 1993, pág. 32, figs. 16 y 24.2.

**Tipo.** MACN-CH 1325, rama mandibular izquierda con p3-m2 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 16; Lám. 10, figs. M-N, P).

**Hipodigma.** MACN-CH 1313, m1 derecho aislado; MACN-CH 1319, fragmento de m1 derecho aislado; MACN-CH 1326, M2 izquierdo aislado; MACN-CH 1329, m1 izquierdo aislado; MACN-CH

1333, rama mandibular derecha con m1 y raíz anterior de m2; MACN-CH 1334, m1 izquierdo aislado; MACN-CH 1337, rama mandibular izquierda con talónido de m1, m2 entero y alvéolos del m3; MACN-CH 1339, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1, m2 entero y trigónido de m3; MPEF-CH 1341 rama mandibular derecha con m2-4 (Lám. 10, figs. O y Q); MACN-CH 1365, m2 derecho aislado; MACN-CH 1366, m2 izquierdo aislado; MACN-CH 1367, m2 izquierdo aislado; MACN-CH 1368, m2 derecho aislado; MACN-CH 1374, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN-CH 1414, m2 derecho aislado; MACN-CH 1415, m2 izquierdo aislado; MACN-CH 1425, m2 derecho aislado; MACN-CH 1427, m2 izquierdo aislado; MACN-CH 1432, rama mandibular izquierda con fragmento de m2 y raíces de m3; MACN-CH 1440, maxilar izquierdo con M1-3 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 24.2); MACN-CH 1446, M1 izquierdo aislado (ex *Trelewthentes rothi*), MACN-CH 1448, M1 derecho aislado (ex *Trelewthentes rothi*), MACN-CH 1449, M1 derecho aislado; MACN-CH 1453, M1 izquierdo aislado; MACN-CH 1454, M1 izquierdo aislado; MACN-CH 1455, M1 izquierdo aislado; MACN-CH 1456, M1 derecho aislado; MACN-CH 1458, M2 derecho aislado; MACN-CH 1461, M1 derecho aislado; MACN-CH 1463, M1 derecho aislado; MACN-CH 1481, m2 izquierdo aislado (ex *Trelewthentes rothi*, Bown y Fleagle, 1993, fig.15.3); CENP 1, M1 izquierdo; MPEF-PV 5303, maxilar derecho con fragmento de P3 y M1-2 completos (Lám. 10, fig. R); MPEF-PV 5305, fragmento mandibular izquierdo con m1.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Mbo. Trelew, Fm. Sarmiento. Localidad de Gaiman, Pcia. del Chubut, Argentina. Para más detalles acerca de los distintos nombres con los que se ha conocido la localidad de Gaiman véase Goin *et al.* (2007).

**Medidas.** Tablas 18e y 19f.

**Diagnosis.** *Palaeothentes marshalli* se diferencia de las restantes especies del género por la siguiente combinación de caracteres: (1) cresta anterior del trigónido del m1 más robusta, (2) presencia de paracono en los M1-2 y (3) gran tamaño del p3. Se diferencia de *P. migueli* por la mayor diferencia de tamaños m1-2, menor diferencia de tamaños m2-3, mayor tamaño proporcional del p3 y por ser de mayor tamaño total.

**Descripción y comentarios** *Palaeothentes marshalli* es un paleotentino de tamaño algo mayor que *P. intermedius*. Entre todas las especies de *Palaeothentes*, *P. marshalli* es la que posee el p3 de mayor tamaño proporcional; el p3 es grande, principalmente debido a su mayor largo proporcional en relación al del m1 (véase resultados del análisis morfométrico). Comparado con las demás especies del género, presenta un menor gradiente de tamaños m2-4 y sus m2-3 son proporcionalmente más cortos y anchos. El m1 es un diente de gran tamaño en relación a los m2-4. Esto se debe en parte al gran tamaño de su trigónido, que no solo es largo sino también ancho. Debido a esto, el molar es en sección más rectangular que triangular, es decir, posee los trigónido y talónido anchos, en vez de el trigónido estrecho y talónido ancho como ocurre, por ejemplo, en las especies *P. intermedius* y *P. minutus*. El

paracónido del m1 se encuentra separado de la cresta anterior por un valle profundo, mucho más profundo que en otros paleotentinos como *P. primus*, *P. minutus* y *P. intermedius*; tanto el paracónido como la cresta anterior son bien robustas. El paracónido es de forma columnar; a diferencia de esta conformación del paracónido, el paracónido de otras especies como *P. intermedius* y *P. minutus* presenta la cara posterior plana y curva de forma que en vista lateral el paracónido parece desarrollar una cresta lingual curvada hacia atrás. En estos aspectos del trigónido del m1, *P. marshalli* se asemeja más a *P. migueli* que a cualquier otro *Palaeothentes*. Los trigónidos de los m2-3 son anteroposteriormente cortos y los entocónidos son relativamente bajos respecto de los protocónidos (en comparación, con *P. minutus* y *P. pascuali*). Las crestas posteriores de los metacónidos de los m2-4 (pero especialmente en los dos últimos molares) están bien desarrolladas y son poco comprimidas y cortantes como ocurre en la contemporánea *P. primus*. El m4 está poco reducido en relación a los m2-3 y es posible observar en él algunas de sus cúspides, especialmente el entocónido y su gran entocrístida.

Respecto de la dentición superior en esta tesis se da a conocer uno de los restos más completo conocido hasta ahora (MPEF-PV 5303). En este resto se pudo constatar que, en concordancia con el gran desarrollo del trigónido del m1, la mitad posterior del P3 es de gran longitud y presenta una amplia área de desgaste. Los molares superiores se caracterizan por un buen desarrollo de los para- y metacono. En esta característica los M1 de *P. marshalli* no se diferencian de los de *P. migueli* ni de la contemporánea *P. primus*; no obstante, los M1 de *P. migueli* son comparativamente mucho más pequeños. En los M1 asignados a *P. marshalli* existe cierta variación de tamaños, por ejemplo, el MPEF-PV 5303 es de los más pequeños. De la serie completa M1-M2 de *P. marshalli* se puede decir que se distingue de *P. primus* por la menor diferencia de tamaños entre estos molares; la mayor diferencias de tamaño observada en *P. primus* se relaciona con las mismas relaciones de tamaño presentes en sus molares inferiores; adicionalmente, los M2 de *P. marshalli* se diferencian de los de *P. primus* por el tamaño algo mayor del metacono.

En esta revisión se ha determinado que en el conjunto de especímenes referidos a *P. marshalli* existe cierta variabilidad intraespecífica que se expresa en diferencias de tamaño; por ejemplo, entre los ejemplares de mayor tamaño se cuentan el tipo y los MACN-SC 1373 y MACN-SC 1374 y entre los de pequeño tamaño los MACN-SC 1341 y MACN-CH 1329.

Las propuestas de Bown y Fleagle sobre las relaciones filogenéticas de *P. marshalli* fueron detalladas en los comentarios de *P. migueli* (véase más arriba). Aquí cabe mencionar que los resultados de la filogenia realizada en esta tesis no contradicen dicha propuesta. No obstante, el carácter que soportaría la monofilia de ambas (*i.e.* paracónido profundamente bifurcado) podría ser un carácter primitivo más que derivado; la gran amplitud del valle que separa ambas estructuras está relacionado con el mayor tamaño del paracónido y/o cresta anterior del trigónido del m1; en el contexto de los paleotentinos esta conformación del trigónido sólo es observada en *P. marshalli* y *P. migueli*, mientras que por fuera del grupo ocurre en *C. chubutensis* y en *Pilchenia*; el primero es un taxón basal de Palaeothentidae y el segundo un taxón basal a los Palaeothentidae.

***Edad-mamífero Colhuehuapense.***

**Material referido.** MACN-CH 1379, m1 izquierdo aislado; MACN-CH 1358, m1 izquierdo.

**Procedencia.** MACN-CH 1379 y MACN-CH 1358 proceden de la Localidad de Gaiman, Pcia. del Chubut.

**Comentarios.** Los restos son demasiado fragmentarios como para realizar una determinación más aproximada que su asignación familiar.

***Edad-mamífero Santacrucense.***

**Material referido.** MACN-SC 3254, un m1 derecho aislado (Bown y Fleagle, 1993, fig. 45).

Procedencia cronológica y geográfica. **Monte Observación**, MACN-SC 3254.

**Descripción y comentarios.** Del hipodigma de *P. aratae* dado por Bown y Fleagle (1993) no se reconoce aquí como perteneciente a esta especie al ejemplar MACN-SC 3254. Este ejemplar presenta una morfología particular que no está presente en ningún paleoténtido estudiado en esta revisión. Si bien constiutye un molar aislado el MACN-SC 3254 presenta una serie de características que permiten referirlo a los Palaeothentidae: metacónido bien retrasado respecto del protocónido, para- y metacónido distanciados, reducción del paracónido, presencia de una cresta anterior en el trigónido, crístida oblicua en contacto con el metacónido y cresta posterior del metacónido presente (aunque poco desarrollada). Dentro de esta familia la disposición de las cúspides del trigónido del m1 y por el grado de desarrollo del permiten acercarlo a los Palaeothentinae más que a los Decastinae. Sin embargo, presenta la peculiaridad de tener la crístida oblicua y la protocrístida contactando al metacónido en una posición sumamente labial. La protocrístida a diferencia de cualquier paleoténtido presenta un recorrido descendente desde el protocónido hasta que contacta a la crístida oblicua y metacónido. Del mismo modo la crístida oblicua parte desde el hipocónido y realiza un recorrido descendente hasta alcanzar la base del metacónido. Otro rasgo notable es la presencia de una cúspula crestiforme ubicada en la base anterior del metacónido. Dadas las características mencionadas la cuenca del trigónido es más amplia que en otros paleoténtidos.

*Hondathentes cazador* Dumont y Bown, 1997, pág. 209.

**Tipo.** IGM 250440, fragmento mandibular derecho con p3-m2 (Dumont y Bown, 1997, fig. 12.2 A-B).

**Material referido.** IGM 251008, M2 derecho e IGM 251008, M3 derecho.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Laventense. Fm. Villavieja, El Cardón “*redbeds*”, localidad Duke 32, Colombia.

**Comentarios.** A lo largo de este trabajo de revisión no se pudo contar para su estudio con el ejemplar tipo de *H. cazador*; de esta especie sólo estuvieron disponibles los especímenes referidos. Éstos parecen corresponderse con aquellos de los Palaeothentinae más que con los de los Decastinae. Si ambos son coespecíficos, como todo parece indicar (véase Dumont y Bown, 1997), entonces la diferencia de tamaños entre ellos fue comparable a la de los paleotentininos (*i.e* menos marcada que en los decaístinos). No existen vestigios de metacono en ninguno de los dos molares. Éste sería un rasgo derivado en el contexto de los Palaeothentidae: todos los miembros de esta familia tienen rudimentos de esta cúspide, al menos en el M2. La forma de la corona es grácil, es decir no son anchas en la base. El metacónulo en ambos molares está muy reducido, particularmente en el M3. No existen vestigios de paracono. La morfología general de los molares superiores referidos a *Hondathentes cazador* es más afín a la de los Palaeothentinae; a juzgar por la figura del ejemplar tipo, los caracteres observables de la dentición inferior también indicarían esta asignación: el para- y el metacónido no están ampliamente distanciados y el p3 es de desarrollo moderado. Sin embargo, debido a que esta especie no pudo ser incluida en el análisis filogenético, y la figura del tipo es insuficiente para evaluar los distintos estados de carácter analizados, se optó por reconocer a *Hondathentes cazador* como un Palaeothentidae indet.

### 1.3.5.3

Subfamilia DECASTINAE Ameghino, 1893

*nomen translatum* ex Decastidae Ameghino, 1893, pág. 79

Decastidae Ameghino, 1893, pág. 79; 1894, pág. 341.

Abderitidae: Trouessart, 1898, 1200 (*partim*).

Acdestinae Bown y Fleagle, 1993, pág 17.

**Género tipo.** *Decastis* Ameghino, 1893 (= *Acdestis* Ameghino, 1887) por artículo ICNZ 40.1

**Géneros incluidos**

*Acdestis* Ameghino, 1887, pág. 5.

*Trelewthentes* Bown y Fleagle, 1993, pág. 21.

*Titanothentes* Rae, Bown y Fleagle, 1996, pág. 3165.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno-Mioceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Los Decastinae se caracterizan por los siguientes caracteres derivados: (1) p3 reducido; (2) ausencia de cúspide anterobasal del p3; (3) metacónido del m1 muy retrasado en relación al protocónido y para- y metacónido muy separados; (4) paracónido y protocónido del m1 de igual altura; (5) ausencia de cresta posterior al metacónido de los molares inferiores; (6) P3 superior ensanchado en su porción media (7) protocono de los M1-2 posterior a la StB y metacónulo a la misma altura que la StC+D y (8) cíngulo anterior del M1 largo y ancho, con el extremo lingual ubicado en la base del protocono.

**Comentarios sobre la diagnosis:** todos los caracteres son rasgos derivados de la subfamilia, de ellos sólo los dos primeros fueron adquiridos homoplásicamente por otros grupos. El carácter “p3 reducido” también está presente en el cenoléstido *Pliolestes* y en los abderítidos *Abderites* y *Pitheculites*; por su parte, la ausencia de cúspide anterobasal del p3 es una sinapomorfia del clado *Abderites* + *Pitheculites*. La ausencia de cúspide anterobasal puede ocurrir ocasionalmente en el p3 de algunos especímenes de *P. primus* y *P. minutus*.

#### **Comentarios**

Ameghino (1893) nominó a la familia Decastidae e incluyó en ella a los géneros *Decastis*, *Acdestis*, *Dipilus* y *Metriodromus*. Los principales caracteres mencionados en la diagnosis de la familia fueron el gran tamaño del m1, aunque menor que el de los Abderitidae y sin “rayas” (crestas), el pequeño tamaño del p3 y del m4. El pequeño tamaño del p3 es aquí considerado una sinapomorfia de la subfamilia mientras que el pequeño tamaño del m4, si bien no fue incluido como carácter en la filogenia, resulta una característica común a todos los acdestinos en los que se conoce, o se puede inferir, el tamaño del m4 (véase análisis Morfométrico, capítulo IV, 3). Además, Ameghino agregó caracteres postcraneos, pero cabe aclarar que no han sido encontrados en las colecciones del MACN restos postcraneos asociados con restos dentarios asignables a alguna de las especies aquí incluidas en la subfamilia.

#### **1.3.5.3.1**

*Acdestis* Ameghino, 1887

*Acdestis* Ameghino, 1887, pág. 5.

*Dipilus* Ameghino, 1890, pág. 154.

*Decastis* Ameghino, 1891b, pág. 305.

*Callomenus* Ameghino, 1891b, pág. 306.

*Halmadromus* Ameghino, 1891b, pág. 306.

*Metriodromus* Ameghino, 1894, pág. 342.

*Acdestodon* Bown y Fleagle, 1993, pág. 18.

Tipo de *Acdestis*, *A. owenii* Ameghino, 1887, pág. 5.

Tipo de *Dipilus*, *D. spegazzinii* 1890, pág. 154.

Tipo de *Decastis*, *D. columnaris* Ameghino, 1891b, pág. 305.

Tipo de *Callomenus*, *C. intervalatus* Ameghino 1891b, pág. 306.

Tipo de *Halmadromus*, *H. vagus* Ameghino 1891b, pág. 306.

Tipo de *Metriodromus*, *M. arenarus* Ameghino 1894, pág. 343.

Tipo de *Acdestodon*, *A. bonapartei* Bown y Fleagle, 1993, pág. 18, fig. 10.

**Especie tipo.** *Acdestis owenii* Ameghino, 1887.

**Especies incluidas.** La especie tipo, *A. spegazzinii*, *A. bonapartei* y *A. maddeni*.

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno, América del Sur.

**Diagnosis.** *Acdestis* se diferencia de *Trelewhentes* y *Titanothentes* por la siguiente combinación de caracteres: (1) ausencia de paracono, (2) coronas de los molares superiores e inferiores de baja altura y anchas en la base, (3) ausencia de cresta posterior del metacónido en el m2, (4) escaso desarrollo de la cresta anterior del trigónido del m1 y (5) protocristida del m1 ancha.

#### **Comentarios.**

*Acdestis* fue el primer decastino descrito (Ameghino, 1887). Originalmente, Ameghino (1887) incluyó a *Acdestis owenii* junto con otras especies de Paucituberculata en sus Plagiaulacidae, pero posteriormente (Ameghino, 1889), en la medida que comenzó a establecer relaciones de parentesco entre ellos, reunió a *Acdestis* y *Epanorthus* (=Palaeothentes) en los Epanorthidae (=Palaeothentidae). En principio reconoció que la diferencia principal entre *Acdestis* y *Epanorthus* era el tamaño del p3, pequeño en *Acdestis* y grande en *Epanorthus*; el pequeño tamaño del p3 constituye actualmente un carácter diagnóstico de la subfamilia Decastinae. Posteriormente (Ameghino, 1894) reunió a *Acdestis*, *Decastis*, *Dipilus*, *Metriodromus*, *Halmadromus* y *Callomenus* en la familia Decastidae (=Decastinae); todos estos géneros son considerados en este trabajo sinónimos de *Acdestis*. Las especies tipo de *Decastis* y *Callomenus* son consideradas sinónimas de *Acdestis owenii* y las especies tipo de *Metriodromus* y *Halmadromus* lo son de *Acdestis spegazzinii* (=Dipilus spegazzinii); la sinonimia de todas ellas es discutida más abajo.

*Acdestodon* fue propuesto por Bown y Fleagle (1993). En este estudio su especie tipo *Acdestodon bonapartei* resultó totalmente equivalente, en cuanto a los caracteres incluidos en el análisis filogenético, a las especies de *Acdestis*, por lo tanto aquí se optó por el arreglo taxonómico que incluye al género en sinonimia con *Acdestis*.

La diagnosis actual incluye una serie de caracteres que no resultaron autapomórficos en el análisis filogenético realizado, pero cuya combinación permite diagnosticar a *Acdestis* en el contexto de la subfamilia. La ausencia de paracono (carácter diagnóstico 1) es compartido con *Titanothentes*;



entre los *Acdestis* fue verificado en *A. owenii* y *A. spegazzinii* (en *A. maddeni* el carácter no es comparable por el grado de desgaste de los molares). En contraposición, *Trelewthentes* presenta paracono en el M1. El mayor ancho de la protocrístida, en comparación con la de *Titanothentes* y *Trelewthentes* (carácter diagnóstico 5), fue testeable sólo en *A. owenii* y *A. spegazzinii*; en ambas especies la protocrístida tiene un largo labiolingual mayor que en cualquier otro decastino. La forma de las coronas de los molares, anchas en la base (carácter diagnóstico 2), permite diferenciar junto con los dos caracteres anteriores, a *Acdestis* de *Trelewthentes* y, por otro lado, la ausencia de cresta posterior al metacónido del m2 (carácter diagnóstico 3) y el escaso desarrollo de la cresta anterior del trigónido del m1 (carácter diagnóstico 4), lo diferencia de *Titanothentes*.

*Acdestis* es un género ampliamente distribuido durante el Mioceno; su rango geográfico abarca desde altas latitudes, con las especies *A. owenii* y *A. spegazzinii* (ambas restringidas al extremo sur de Patagonia) a bajas latitudes, con el registro de *A. maddeni* en Bolivia. La distribución temporal, también es amplia (Edades-mamífero Santacrucense a Laventense).

#### 1.3.5.3.1.a

*Acdestis owenii* Ameghino, 1887

Lám. 11, figs. A-C

*Acdestis owenii* Ameghino, 1887, pág. 5.

*Acdestis owenii* Ameghino, 1889, pág. 270, lám. I fig. 9; 1890, fig. 4; 1894, pág. 342, fig. 33; 1898, pág. 186, fig. 50d; 1903, fig. 98; Bown y Fleagle 1993, pág. 22, figs. 13 y 15.4.

*Decastis columnaris* Ameghino, 1891b, pág. 305; 1893, pág. 79, fig. 3 ; 1894, pág. 343, fig. 32; 1898, pág. 186, fig. 50c; 1903, fig. 97.

*Callomenus intervalatus* Ameghino, 1891b, pág. 306; 1894, pág. 344; 1898, pág. 186.

*Callomenus robustus* Ameghino, 1894, pág. 344; 1898, pág. 186; 1903, fig. 38.

Tipo de *Acdestis owenii*, MACN 1379 fragmento de rama mandibular derecha con i2, alvéolos de los p1-2, p3-m1 enteros y trigónido del m2 (Lám. 11, figs. A-C).

Tipo de *Decastis columnaris*, MACN 5561, rama mandibular derecha con alvéolo del ?p2, p3-m3 enteros y alvéolos del m4 (Marshall, 1980, fig. 33)

Tipo de *Callomenus robustus* MACN 8260, rama mandibular derecha con alvéolo de los 3as, p3-m2 enteros y am3-4. (Ameghino, 1903, fig. 38; lo figurado por Ameghino está parcialmente reconstruido ya que el espécimen no contó con la dentición anterior al p3 -como la figurada- y el p3 no presenta las dimensiones que se le dio en el dibujo).

Tipo de *Callomenus intervalatus*, MACN 5693, rama mandibular derecha con alvéolo del i2, 3as, raíces del p3 y m1-2 fragmentarios.

**Hipodigma.** MACN 5547, rama mandibular izquierda con ai2, 2as, ?p2, p3-m2, MACN 5548b rama mandibular derecha con la porción basal del i2, 4as, p3-m2 enteros raíces del m3; MACN 5552, rama mandibular derecha con alvéolos del ai2, 4as, p3-m1 completos y trigónido del m2; MACN 5955, rama mandibular derecha con i2, 4as, p3-m4; MACN 8256, rama mandibular derecha con ai2, 3as y p3-m2 enteros; MACN 10236, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 3as, p3-m3 enteros y raíces del m4; MACN- SC 731, rama mandibular derecha con 2as, p3-m2 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 1234, rama mandibular derecha con p3-m3; MACN- SC 1235, rama mandibular izquierda con m2 y alvéolos del m3; MACN- SC 1250, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 4as y m1-2 enteros; MACN- SC 1280, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m1 enteros; MACN- SC 1297, rama mandibular derecha con m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 1304, rama mandibular derecha con m1-4; MACN- SC 1314, rama mandibular izquierda con m2 entero y alvéolos de los m3-4; MACN- SC 1317, rama mandibular izquierda con raíz del m1, fragmento de m2-3 y alvéolos del m4; MACN- SC 1324, rama mandibular derecha con con i2, 3as, p3-m1 enteros y alvéolo anterior del m2; MACN- SC 1332, m1 derecho aislado; MACN- SC 1335, rama mandibular izquierda con talónido de m2, m3 entero, alvéolos del m4; MACN- SC 1349, rama mandibular derecha con alvéolo del m1 y m2-4 enteros; MACN- SC 1358, rama mandibular izquierda con ap3, m1-2 enteros y alvéolos del m3; MACN-SC 1359a, rama mandibular izquierda con ai2, 3as, rp3, m1-3 fragmentarios, m4 entero; MACN- SC 1368, rama mandibular izquierda con con m2-3 y alvéolos del m4; MACN- SC 1459, rama mandibular derecha con alvéolo del p2, p3-m3 enteros; MACN- SC 1461, maxilar izquierdo con C-M3 (Bown y Fleagle, 1993, fig 15.4); MACN- SC 1473, rama mandibular derecha con a i2, 3as y p3-m3 enteros; MACN- SC 1478, m1 izquierdo aislado; MACN- SC 1481, rama mandibular izquierda con alvéolos del m1, m2-3 enteros y alvéolo anterior del m4; MACN- SC 1628, rama mandibular derecha con ai2, 3as, p3-m4 enteros; MACN- SC 1629, rama mandibular izquierda con alvéolo de los p2-3 y m1-3 enteros; MACN-SC 2880, rama mandibular derecha con m2-4; MACN- SC 2890, rama mandibular derecha con m2-3; MACN- SC 2894, rama mandibular derecha con m1-3 y alvéolos del m4; MACN- SC 2937, rama mandibular derecha con talónido de m1 y m2; MACN- SC 2967, rama mandibular derecha con talónido de m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 2968, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2 y p2, p3-m3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 2971, rama mandibular derecha con ai2, 3as, p3-m1 enteros y trigónido de m2; MACN- SC 3000, rama mandibular derecha con alvéolo de los i2-p2, p3-m2 enteros y alvéolos de los m3-4; MACN- SC 3007, rama mandibular derecha con m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 3029, rama mandibular derecha con porción basal del i2, 4as y p3-m1 enteros; MACN- SC 3036, rama mandibular izquierda con p3-m1; MACN- SC 3069, rama mandibular izquierda con fragmento de m1; MACN- SC 3075, rama mandibular derecha con p3-m4; MACN- SC 3080 (ex *P. intermedius*); MACN- SC 3144, rama mandibular izquierda con p3-m2; MACN- SC 3145, rama mandibular derecha

con m1-2; MACN- SC 3150, rama mandibular derecha con m1-3; MACN- SC 3163, rama mandibular derecha con m1-4; MACN- SC 3165, M1 izquierdo aislado; MACN- SC 3169, rama mandibular derecha con talónido de m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 3181, rama mandibular derecha con talónido de m1 y m2 entero; MACN- SC 3182, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN- SC 3185, rama mandibular izquierda con alvéolos de los i2, 2as y p3-m4 enteros; MACN- SC 3196, M1 derecho aislado; MACN- SC 3235, rama mandibular derecha con m2 y alvéolo anterior del m3; MACN- SC 3236, rama mandibular derecha con fragmento de m2 y alvéolos del m3; MACN- SC 3241, rama mandibular derecha con m2-4; MACN- SC 3390 (ex *P. intermedius*); MLP 11-46, rama mandibular izquierda con talónido de m1 y m2-3; MLP 11-72, rama mandibular derecha con alvéolos del p3, m1-3 enteros y alvéolos del m4; MLP 11-79; rama mandibular izquierda con p3-m1; 91-IX-I-108g, rama mandibular derecha con a?p2, ap3, m1 y am2; 91-IX-I-42, M1/i; 91-IX-I-46c, M1/d; 91-IX-I-170, M1/d; 91-IX-I-39c, M1/d fragmentario; 91-IX-I-55LL, M1/i fragmentario; 91-IX-I-61h, P3/d; PU 15066, rama mandibular derecha con porción basal del i2, 3 alvéolos simples, p3-m3 enteros y alvéolos del m4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio. Fm. Santa Cruz. Localidades en la Pcia. de Santa Cruz: **Monte León** MACN- SC 3181, MACN- SC 3185, MACN- SC 1314, MACN- SC 1234, MACN- SC 1459, MACN- SC 2937, MACN- SC 2880, MACN- SC 3169, MACN- SC 1461, MACN- SC 1473, MACN- SC 1478, MACN- SC 3080; **Monte Observación** MACN- SC 3000, MACN- SC 3007, MACN- SC 3029, MACN- SC 3036, MACN- SC 3069, MACN- SC 3075, MACN- SC 3163, MACN- SC 3165, MACN- SC 3150, MACN- SC 3235, MACN- SC 3236, MACN- SC 3241, MACN- SC 1317, MACN- SC 1250, MACN- SC 2894, MACN- SC 3144, MACN- SC 3145, MACN- SC 1358, MACN- SC 1359, MACN- SC 1368, MACN- SC 1280, MACN- SC 1297, MACN- SC 1304, MACN- SC 1324, MACN- SC 3196, MACN- SC 1332, MACN- SC 1335, MACN- SC 1349, MACN- SC 2967, MACN- SC 2968, MACN- SC 2971, MACN- SC 2890, MACN- SC 1628, MACN- SC 1629; **Lago Cardiel** MACN- SC 1235; **Gobernador Gregores**, MACN- SC 731; **Río Chalia**, MACN- SC 3390. Fm. Collón Curá, Localidad en la Pcia de Neuquén **Cañadón del Tordillo**, 91-IX-I-108g, 91-IX-I-42, 91-IX-I-46c, 91-IX-I-170, 91-IX-I-39c, 91-IX-I-55LL, 91-IX-I-61h. Argentina.

**Medidas.** Tablas 20a y 21.

**Diagnosis.** *Acdestis owenii* se diferencia de *Acdestis spegazzinii* por el tamaño mayor de los molares y su mayor robustez; se diferencia de *A. maddeni* por el menor tamaño de la muesca anterior del M1, el mayor largo anteroposterior del protocono y metacónulo, el mayor ancho del P3 y su menor tamaño total; se diferencia de *A. bonapartei* por la mayor diferencia de tamaños m1-2.

### **Comentarios**

**Comentarios taxonómicos.** *Decastis columnaris* referido por Ameghino (1891b) como especie tipo del género, fue diagnosticada por presentar un p3 unirradicado. Aquí se estimó que la presencia de un p3 unirradicado en el tipo de *D. columnaris* no constituye un rasgo suficiente como para discriminar una especie distinta de *A. owenii*. Como se detalla más abajo, la morfología del p3 es

variable y considerada polimórfica en *A. owenii*. Por lo demás, el ejemplar tipo presenta los rasgos diagnósticos de *A. owenii* y en consecuencia *D. columnaris* es considerada sinónima. *Callomenus intervalatus* fué erigida por Ameghino (1891b) como la especie tipo de un nuevo género, *Callomenus*, el cual fué diagnosticado por presentar tres dientes unirradiculados entre el diente hipertrofiado y el p3; la presencia de tres dientes unirradiculados implica una fórmula antemolar de cinco dientes, una característica considerada aquí como un rasgo polimórfico en *A. owenii*. En los restantes caracteres *C. intervalatus* presenta una total semejanza morfológica con *A. owenii* por lo que aquí se propone su sinonimia. *Callomenus robustus* fue diferenciada de la especie tipo *C. intervalatus* (Ameghino, 1894) en base a su tamaño mayor y por diferencias menores en cuanto al tamaño relativo de los “premolares” y forma del p3. En este trabajo se corroboró que dichas diferencias morfológicas son de escasa importancia, por lo que se mantuvo la sinonimia entre *C. robustus* y *A. owenii* propuesta previamente (Marshall, 1980).

**Variabilidad intraspecífica y delimitación de *Acdestis owenii*.** Como se mencionó en la descripción de caracteres, el número de dientes antemolares y la cantidad de raíces del p3 son rasgos variables en *A. owenii*, pero no son los únicos; a continuación se mencionan una serie de caracteres que mostraron cierta variabilidad en el conjunto de especímenes referidos a esta especie y se señalan algunos ejemplares que expresan las distintas formas que exhiben los caracteres variables.

- p3 birradicado. Ejemplares MACN 1379, MACN 5552, MACN 5955, MACN 10236, MACN 8260, MACN 5547, MACN 5548b.
- p3 unirradicado. Ejemplares MACN 5561 y probablemente en el MACN 8256 donde la corona del p3 está totalmente rodeada por la pared alveolar lo cual no permite individualizar la raíz.
- Cantidad de dientes antemolares. Pueden estar presentes seis dientes (o alvéolos) antemolares (e.g. MACN 10236) o cinco (e.g. MACN 5693). Marshall (1980) había reconocido solo una especie de *Acdestis* para el Santacrucense, *A. owenii*, y en ella había observado una variabilidad importante en el número de dientes antemolares. Aquí esa variabilidad se observó en las dos especies reconocidas para el Santacrucense: *A. owenii* y *A. spegazzinii*. En los especímenes que presentan 4 alvéolos el inmediato anterior al p3 suele ser pequeño (e.g. MACN 5553, MACN 5556, ambos *A. spegazzinii*) a diminuto, es decir, puede llegar a tener un tamaño menor a la mitad de la raíz anterior del p3 (e.g. MACN 5548b, MACN 10236, ambos *A. owenii*). En los ejemplares que presentan 3 alvéolos, puede existir un pequeño diastema entre el p3 y el alvéolo anterior a este premolar (MACN 5693 tipo de *Callomenus intervalatus*) o presentar continuidad entre los alvéolos (MACN 8257 *A. spegazzinii*). Debido a las características de la serie antemolar que se acaban de mencionar Marshall (1980) sugirió que es el p2 el diente faltante en los casos de 3 alvéolos entre el p3 y el incisivo hipertrofiado. La evidencia de ello serían tanto la reducción (en distinto grado) del p2 como la presencia de un diastema por delante del p3. En este trabajo, en cambio, se sostiene que la homología de los dientes antemolares, excepto los i2-3 y el p3, es incierta (véase materiales y métodos).

En la revisión de *A. owenii* realizada por Bown y Fleagle (1993) estos autores incluyeron en el hipodigma numerosos ejemplares procedentes de localidades “pinturenses” (véase capítulo III). Dichos especímenes fueron reanalizados en este estudio y se concluyó que, si bien son decaístinos, no son referibles a *Acdestis owenii* sino a una nueva especie afín a *Titanothentes simpsoni* denominada *Titanothentes pinturinus* sp. nov. Bown y Fleagle (1993) habían reconocido en la evolución de *A. owenii* dos fenómenos importantes de cambio morfológico a través del tiempo: una reducción en tamaño del área de los m2-m3 durante la parte más temprana del Santacrucense tardío y un aumento del área de los m2-3 en la sección inferior del Santacrucense de las localidades de Monte Observación y Monte León (Santacrucense tardío). Teniendo en cuenta los resultados de esta revisión sistemática, el primer aspecto del cambio morfológico observado por Bown y Fleagle (1993) obedeció a diferencias existentes entre las especies *A. owenii* (en el concepto actual de la misma) y *T. pinturinus*. Por el contrario, el segundo cambio morfológico observado, sí ocurrió a lo largo de la evolución de *A. owenii* y quedó reflejado fundamentalmente por un aumento del 50% en las medias del área del m2, por encima de la denominada “tufita 8” de las mencionadas localidades santacrucenses.

**Propuestas filogenéticas y comparación con las restantes especies del género.** Bown y Fleagle (1993) habían considerado a *A. owenii* el taxón hermano de *A. lemairei* (= *A. spegazzinii*). Dicha propuesta no se corroboró en este estudio. No obstante, como se mostró en el capítulo V (punto 2.1) ambas constituyen taxones equivalentes y probablemente el conocimiento futuro de otros conjuntos de caracteres revelen dicha proximidad filogenética. Por lo pronto, ambas especies muestran una gran similitud morfológica, mayor entre ellas que con las restantes especies de *Acdestis*: *A. maddeni* y *A. bonapartei*. Entre los rasgos comunes figuran una mayor curvatura de la serie molar, igual proporción de tamaños P3/M1 y aproximadamente la misma diferencia de tamaños m1-2. Con *A. maddeni* las comparaciones se restringen a la dentición superior, mientras que con *A. bonapartei* a la dentición inferior. En comparación con *A. maddeni* son notables las diferencias de tamaño (15% más pequeña) y el menor largo proporcional del P3 en relación al del M1. Otra diferencia es el mayor largo anteroposterior del protocono y metacónulo respecto del largo de las cúspides estilares; si se toman en conjunto al protocono y metacónulo, el largo anteroposterior desde el borde anterior del protocono hasta el posterior del metacónulo, es proporcionalmente menor respecto al largo de las estilares. En *A. maddeni*, en cambio, el largo de las estilares, desde el extremo más anterior de la StB hasta el posterior de la StC+D es mucho más largo que el anteroposterior del protocono más metacónulo. En comparación con *A. bonapartei* su tamaño es similar; si embargo, la diferencia de tamaños, entre el m1 y el m2 es distinta: en *A. owenii* el m1 es proporcionalmente de menor tamaño en relación al m2.

**Distribución espacio- temporal.** *A. owenii*, junto a *A. spegazzinii*, son los representantes más australes del género. A diferencia de lo sostenido precedentemente, ambas especies no estuvieron registradas en sedimentos más antiguos que aquellos de Edad- mamífero Santacrucense (s.s). Bown y Fleagle (1993) habían mencionado su presencia en el “Pinturenses” de varias localidades de la Pcia. de Santa Cruz. Sin

embargo, el estudio de dichos ejemplares, junto con la redefinición del concepto y relaciones filogenéticas de *Titanothentes simpsoni*, permitieron establecer no solo que los especímenes pinturenses corresponden a una nueva especie, sino que la misma presenta mayores afinidades con *T. simpsoni*, por lo que fue taxonómicamente considerada una nueva especie de *Titanothentes* (véase más abajo). Así, *A. owenii* y *A. spegazzinii* quedan restringidas al Santacruceño.

#### 1.3.5.3.1.b

*Acdestis spegazzinii* Ameghino, 1890

Lám. 11, figs. D-J

*Dipilus spegazzinii* Ameghino, 1890, pág. 154, figs. 5 y 6; 1894, pág. 342 fig. 34 y 35; 1898, pág. 186, figs. 50a y b; 1903, fig. 79 y 99.

*Acdestis elatus* Ameghino 1891b, pág. 304; 1894, pág. 342; 1898, pág. 186.

*Acdestis parvus* Ameghino 1891b, pág. 305; 1894, pág. 342; 1898, pág. 186.

*Decastis rurigerus* Ameghino 1891b, pág. 305; 1894, pág. 342; 1898, pág. 186.

*Epanorthus inaequalis* Ameghino 1891b, pág. 305; 1894, pág. 348; ; 1898, pág. 186.

*Halmadromus vagus* Ameghino 1891b, pág. 306; 1894, pág. 344; 1898, pág. 186.

*Metriodromus arenarus* Ameghino 1894, pág. 343.

*Callomenus ligatus* Ameghino 1894, pág. 344; 1898, pág. 186; 1903, fig. 46.

*Metriodromus spectans* Ameghino 1894, pág. 343; 1898, pág. 186.

*Dipilus spegazzinianus* Ameghino 1902a, pág. 222.

*Palaeothentes inequalis* Sinclair 1906

*Dipilus arenarus* Clemens y Marshall 1976

*Acdestis lemairei*, Bown y Fleagle 1993 pág. 23, figs. 14, 15.5 y 15.6

Tipo de *Dipilus spegazzinii*, MACN 2038 rama mandibular izquierda con i2, 3 dientes unirradiculados, p3-m2, talónido de m3 y m4 completo. El ejemplar tipo se encuentra restaurado y en lugar del trigónido del m3 posee un talónido de m1 derecho (Ameghino, 1890, figs. 5 y 6; Lám. 11, figs. D-F).

Tipo de *Halmadromus vagus*, MACN 5694, rama mandibular izquierda sin dientes, con los alvéolos de los p2-m2.

Tipo de *Metriodromus arenarus*, MACN 5699, rama mandibular derecha con ai2, 4as, alvéolos del m2, m3 entero, y alvéolos del m4.

Tipo de *Acdestis elatus*, MACN 5559, rama mandibular izquierda con ai2, 4as y p3-m4 enteros.

Tipo de *Acdestis parvus*, MACN 5553, 2 ramas mandibulares articuladas, rama mandibular izquierda con i2-3, 2as y p3-m4, rama mandibular derecha con porción basal del i2, 3as, p3-m2 enteros y alvéolos de los m3-4.

Tipo de *Decastis rurigerus*, MACN 5562 rama mandibular derecha con ai2, 4as, p3-m3 enteros y alvéolos del m4.

Tipo de *Epanorthus inaequalis*, MACN 5689 rama mandibular izquierda con m1 y alvéolos de los m2-4.

Lectotipo de *Callomenus ligatus*, MACN 8257, rama mandibular izquierda con ai2, 3as y p3-m3 enteros.

Tipo de *Metriodromus spectans*, MACN 8254, rama mandibular derecha con los ai2, 4as, alvéolos de los m1-2, m3 entero, alvéolos del m4.

Tipo de *Acdestis lemairei*, MACN SC- 1325, rama mandibular izquierda con p3-m4 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 14; Lám. 11, figs. G, I).

**Hipodigma.** AMNH 9124, dos ramas mandibulares, rama mandibular izquierda con m1-3 y alvéolos del m4 y rama mandibular derecha con m1-2; AMNH 9550, maxilar izquierdo con P3-M2; FMNH P13160, fragmento craneano con dos ramas mandibulares, rama mandibular izquierda con p3-m4 y rama mandibular derecha con fragmento de m2, m3-4 enteros, serie dentaria superior izquierda con P3-M4; MACN 2039 rama mandibular izquierda con m1-2; MACN 2040, m1 izquierdo aislado; MACN 5546a, rama mandibular derecha con alvéolo del m2 y m3-4 completos; MACN 5546b, rama mandibular derecha con 3as, m1-2, raíz anterior del m3; MACN 5548a, rama mandibular izquierda con ai2, 3as, m1-2 muy gastados y raíz anterior del m3; MACN 5549, rama mandibular izquierda con m1-4; MACN 5550, rama mandibular izquierda con p3-m3 y alvéolos del m4; MACN 5551, rama mandibular izquierda con m1-4; MACN 5556, rama mandibular derecha con i2, 4as y p3-m1 enteros; MACN 5557, rama mandibular izquierda con p3-m2; MACN 5558 rama mandibular izquierda con m2-4; MACN 5560, rama mandibular izquierda con la porción basal del i2, 2as, p3-m4; MACN 5578, maxilar derecho con P3-M1 y alvéolos del M2; MACN 5587, maxilar izquierdo con M1-4; MACN 5589, maxilar izquierdo con M1-2 y fragmento de M3; MACN 5590, maxilar derecho con M1-3; MACN 5645, maxilar derecho con P2-M4; MACN 5648, maxilar izquierdo con M1-3; MACN 5649, maxilar derecho con P3-M3; MACN 5650, maxilar derecho con P2-3; MACN 5657, P2 aislado; MACN 8251, rama mandibular derecha con alvéolos de los ai2, 4as, p3 entero y alvéolos de los m1-4; MACN 8252, fragmento mandibular derecho con i2, 4as, p3 entero; MACN 8253, rama mandibular derecha con p3-m2; MACN 8255, rama mandibular izquierda con la base del i2, 3as, p3-m1 enteros;

lote MACN 8303-05, rama mandibular derecha con m2-4; MACN- SC 1137, m1 derecho fragmentario; MACN- SC 1152, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2, 3as, p3 entero, alvéolos del m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 1201, rama mandibular derecha con m1-2 y alvéolos del m3; MACN- SC 1206, rama mandibular izquierda con m1-4; MACN- SC 1212, rama mandibular izquierda con la porción basal del i2, 3as, p3 entero, alvéolos de los m1-3 y m4 entero; MACN- SC 1246, m2 derecho aislado; MACN- SC 1248, m2 izquierdo aislado; MACN- SC 1253, rama mandibular izquierda con alvéolo del m1, m2 fragmentario y alvéolos de los m3-4; MACN- SC 1258, rama mandibular derecha con 3as, ap3, m1 entero y raíces del m3; MACN- SC 1264 (ex *P. intermedius*); MACN- SC 1269, rama mandibular derecha con m2-4; MACN- SC 1277, rama mandibular izquierda con 3as, m1-2 enteros y alvéolos del m3; MACN- SC 1279, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m4 enteros; MACN- SC 1282, rama mandibular derecha con alvéolos del m1 y m2 entero; MACN- SC 1303, rama mandibular izquierda con 2as, m1-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 1315, rama mandibular derecha con m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 1327, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN- SC 1330, m1 derecho aislado; MACN- SC 1339, rama mandibular derecha con talónido de m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 1348; rama mandibular derecha con m1 y alvéolos del m2; MACN- SC 1363, rama mandibular derecha con m2-3; MACN- SC 1469, rama mandibular derecha con alvéolos de los p2-3, m1-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 2884, rama mandibular izquierda con talónido del m1, m2 entero y alvéolos de los m3-4; MACN- SC 2889, rama mandibular derecha con alvéolo del p2, p3 entero, raíz del m1, m2-3 completos y alvéolos del m4; MACN- SC 2893, rama mandibular izquierda con alvéolos de los i2, 2as, raíces del p3 y m1-3 enteros; MACN- SC 2902, rama mandibular izquierda con p3-m1; MACN- SC 2914, rama mandibular derecha con m2-3 y alvéolos del m4; MACN- SC 2926, rama mandibular derecha con talónido de m1 y m2 entero; MACN- SC 2942, rama mandibular derecha con p3-m1; MACN- SC 2943, maxilar izquierdo con M1-2; MACN- SC 2947, rama mandibular derecha con alvéolo del p2 y p3-m1 enteros; MACN- SC 2981, m1 izquierdo aislado; MACN- SC 2996, rama mandibular izquierda con m1-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 2997, rama mandibular izquierda alvéolos de los i2-p2 y p3-m4 enteros; MACN- SC 2999, rama mandibular derecha con m1-4; MACN- SC 3070, rama mandibular izquierda con talónido de m1 y m2-4 enteros; MACN- SC 3071, rama mandibular derecha con ai2, 4as y p3-m4 completos (Bown y Fleagle, 1993, fig. 15.5); MACN- SC 3083, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2, 3as y p3-m1 fragmentarios; MACN- SC 3187, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m1 enteros; MACN- SC 3229, rama mandibular derecha con p3 y raíces de los m1-2; MACN- SC 3231, rama mandibular derecha con alvéolo del i2, 2as y p2-m1 enteros; MACN- SC 3244, m1 derecho aislado; MACN- SC 3409, rama mandibular izquierda con m1-2; MACN- SC 3004, rama mandibular izquierda con p3-m2 y alvéolos de los m3-4; MACN- SC 3005, rama mandibular izquierda con m1-3 y alvéolos del m4; MACN- SC 3009, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m1 enteros; MACN- SC 3024, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2, 3as, p2-m4 enteros; MACN- SC 3033, rama mandibular derecha con m2-4; MACN- SC 3034, rama mandibular derecha con alvéolos



de los i2-p2 y p3-m1 enteros; MACN- SC 3037, rama mandibular izquierda con m1 y alvéolos del m2; MACN- SC 3038, rama mandibular izquierda con alvéolos de los i2-p2, p3 entero y trigónido del m1; MACN- SC 3040, rama mandibular derecha con alvéolos de los i2-p2 y p3-m1 enteros; MACN- SC 3041, rama mandibular derecha con m1 y trigónido de m2; MACN- SC 3073, rama mandibular derecha con raíz posterior del m1 y m2-4 enteros; MACN- SC 3146, rama mandibular izquierda con alvéolos de los i2-p2 y p3-m1 enteros; MACN-SC 3225, M1 derecho aislado (ex *P. intermedius*); MACN- SC 3230, rama mandibular derecha con porción basal del i2, alvéolos de los i2-p2 y p3-m2 enteros; MACN- SC 3279, M1 izquierdo aislado; MACN- SC 3282, M1 derecho; MACN- SC 3283, maxilar izquierdo con M1-4 (Lám. 11, figs. H y J); MACN- SC 3285, maxilar izquierdo con M1-2 fragmentarios; MACN- SC 3287, maxilar izquierdo con M2-3; MACN- SC 3292, m2 derecho aislado; MACN- SC 3413, fragmento craneano con alvéolos del P1 y P2-M4 completos; MLP 11-50, fragmento mandibular izquierdo con alvéolo posterior del m1 y m2-4 completos; MLP 11-71, rama mandibular izquierda con m1-4; MLP 11-73, rama mandibular derecha con p3, alvéolos del m1 y m2-4 enteros; MLP 11-126, rama mandibular derecha con alvéolo del i2, 4 alvéolos simples, talónido del m1 y m2 entero; PU 15225, basicráneo más el paladar con serie derecha: raíces de los P1-2, P3-M4 completos y serie izquierda: alvéolos del P1, P2-M4 enteros; PU 15710, rama mandibular izquierda con alvéolos del c-p2, p3-m2 enteros, raíces del m3 y alvéolos del m4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio; Edad-mamífero Santacrucense *s.s.*, Formación Santa Cruz, localidades: **Monte León**, MACN-SC 2884, MACN- SC 1315, MACN- SC 1246, MACN- SC 1248, MACN- SC 1201, MACN- SC 2943, MACN- SC 2947, MACN- SC 1469, MACN- SC 1206, MACN- SC 3083; **Monte Observación**: MACN- SC 2997, MACN- SC 3004, MACN- SC 3024, MACN- SC 3033, MACN- SC 3073, MACN- SC 1253, MACN- SC 2893, MACN- SC 1363, MACN- SC 3292, MACN- SC 1258, MACN- SC 1269, MACN- SC 1277, MACN- SC 1279, MACN- SC 1282, MACN- SC 1303, MACN- SC 3230, MACN- SC 3279, MACN- SC 1327, MACN- SC 1330, MACN- SC 1137, MACN- SC 2981, MACN- SC 2926, MACN- SC 2996, MACN- SC 2999, MACN- SC 3005, MACN- SC 3009, MACN- SC 3034, MACN- SC 3037, MACN- SC 3038, MACN- SC 3040, MACN- SC 3041, MACN- SC 3070, MACN- SC 3071, MACN- SC 3283, MACN- SC 3285, MACN- SC 3244, MACN- SC 2902, MACN- SC 3146, MACN- SC 3229, MACN- SC 3231, MACN- SC 1325, MACN- SC 1339, MACN- SC 1348, MACN- SC 1152, MACN- SC 3187, MACN- SC 2889, MACN- SC 2914, MACN- SC 1264, MACN- SC 3225, MACN- SC 3282; MACN- SC 3287; **Río Chalia**: MACN-SC 3409, MACN- SC 3413. Pcia. de Santa Cruz.

**Medidas.** Tablas 20b y 21.

**Diagnosis.** *Acdestis spegazzinii* se diferencia de *A. owenii* por el menor tamaño y la mayor gracilidad de sus molares; se diferencia de *A. bonapartei* por la mayor diferencia de tamaños m1-2; se diferencia

de *A. maddeni* por el menor tamaño de la muesca anterior del M1, el mayor largo anteroposterior del protocono y metacónulo, el mayor ancho del P3 y su menor tamaño total.

### **Comentarios**

**Comentarios taxonómicos.** Cuando Ameghino dió a conocer a *Acdestis spegazzinii* la refirió a un nuevo género, *Dipilus*, al cual diferenció de *Acdestis* y de *Abderites* por presentar un diente menos en la dentición antemolar; la serie según Ameghino (1890) contaría con cinco dientes antemolares. En el ejemplar tipo estos dientes están unidos en parte por pegamento lo que impide observar con claridad las características de la porción mandibular anterior y por ello es difícil evaluar si sólo presentaba los 4 dientes que hoy se observan entre el m1 y el i2 (por lo tanto 5 dientes antemolares) o si existe algún alvéolo actualmente obliterado por el pegamento, lo que indicaría que la fórmula antemolar constaba de seis dientes. Existen especímenes referidos a *A. spegazzinii* y *A. owenii* con cinco dientes antemolares, la reducción de dientes antemolares es una característica presente en ambas especies y no justifica su separación genérica; la variabilidad en la dentición antemolar (véase más adelante) parece corresponder más bien a diferencias intraespecíficas. Cabe aclarar que, como se detalló en la descripción del holotipo, el segundo molar descrito por Ameghino (=m3) es un diente reconstruido, en el cual el trigónido fue reemplazado por el talónido de un m1 derecho; así la descripción de dicho molar en *Dipilus* es totalmente inválida. Ameghino (1890) reconoció otra especie para *Dipilus*, *D. bergii*, actualmente sinónima de *P. minutus*. En 1894 Ameghino creó la familia Decastidae e incluyó además de los géneros *Decastis*, *Acdestis*, *Dipilus*, *Halmadromus* y *Callomenus*, el nuevo género *Metriodromus*; éste tuvo como especie tipo a *M. arenarus* la cual es sinónima de *A. spegazzinii*. Los caracteres diagnósticos de *Metriodromus* dados por Ameghino solo son diferencias menores adjudicables a variabilidad intraespecífica (e.g., incisivo inferior relativamente pequeño último premolar inferior pequeño y de corona algo aplanada, cuarto molar inferior rudimentario).

*Metriodromus arenarus* presenta una gran diferencia de tamaños entre el alvéolo del m2 y el m3 y entre el m3 y los alvéolos del m4. El m3 presenta todos los rasgos propios del m3 de *Acdestis*. A partir de los alvéolos del m4 se puede inferir que este diente fue muy reducido y se ubicaba en una posición lingual respecto del m3, lo que indica una serie dentaria curva, como es característico *A. owenii* y *A. spegazzinii*; su tamaño, sin embargo, es equiparable al de *A. spegazzinii*. *Metriodromus spectans* fue diferenciada por Ameghino de la especie tipo por la ausencia en la cara labial de los molares de un reborde de esmalte. Actualmente el espécimen tipo sólo cuenta con un m3, éste presenta las mismas características que el diente homólogo del espécimen tipo de *M. arenarus*, ambos carecen del reborde mencionado y en su morfología general coinciden con las de todos los materiales aquí referidos a *A. spegazzinii*.

En general, Ameghino diferenció a las especies actualmente incluidas en *Acdestis* por diferencias menores en la forma de la mandíbula, del m4 y del p3. Los ejemplares tipo de *A. elatus* y *A. parvus* son restos completos que presentan todos los rasgos diagnósticos de *A. spegazzinii*, por lo tanto fueron incluidas en sinonimia con esta especie. *A. elatus* y *A. parvus* fueron diagnosticadas por Ameghino (1891b) en base a su menor tamaño respecto de *A. owenii* y diferencias menores en la

morfología del p3 y m4, ambos dientes de morfología variable dentro de *A. owenii* (el m4 también es variable sobre todo en especies donde tiende a su reducción como *Stilotherium dissimile*).

*Decastis rurigerus*, la segunda especie referida al género, fue diagnosticada por Ameghino (1891b) por el menor tamaño y la menor altura mandibular respecto de la especie tipo. El tamaño es comparable al de *A. spegazzinii* y la altura mandibular es un rasgo intraespecífico variable, quizás relacionado con la edad o con dimorfismo sexual. A diferencia de lo observado por Ameghino en este estudio se constató que el p3 es birradiculado.

Cuando Ameghino (1891b) describió a *Halmadromus vagus*, mencionó ciertos detalles de los premolares y primer molar. Actualmente bajo el MACN 5694 se aloja una rama mandibular carente de dientes por lo que se supone que desde su descripción original el ejemplar tipo ha perdido las piezas dentarias. Marshall (1980) incluyó a *H. vagus* en sinonimia con *P. intermedius*, sin embargo, a partir de la reducción sucesiva de los alvéolos hacia atrás, la curvatura de la serie dentaria y su tamaño total este espécimen puede ser referido a *A. spegazzinii*, además, coincide en tamaño con los ejemplares más pequeños referidos a esta especie (e. g. MACN 5689 tipo de *E. inaequalis*).

*Epanorthus inaequalis* es considerada sinónima de *A. spegazzinii* en base a la presencia en *E. inaequalis* de una serie de características equivalentes a las presentes en *A. spegazzinii*: la disposición de las cúspides del trigónido, el largo de la paracristida, paracónido muy reducido, reducción marcada en tamaño de los alvéolos desde el m2 al m4, tamaño total.

Bown y Fleagle (1993) erigieron una nueva especie de *Adestis*, *A. lemairei*, en base al ejemplar tipo MACN SC- 1325. Sin embargo, este ejemplar es morfológicamente equiparable, no solo en sus rasgos cualitativos sino también en tamaño total, al MACN 2038, tipo de *A. spegazzinii*, por lo que aquí fueron consideradas sinónimas.

### ***Variabilidad intraespecífica.***

- Dentición antemolar. En los especímenes estudiados, que constituyen el hipodigma actual de *A. spegazzinii*, existe entre el i2 y el p3 una serie de tres a cuatro alvéolos (más raramente dientes preservados) que disminuyen en tamaño desde el más anterior al más posterior. Entre ellos hay ejemplares con un muy buen estado de preservación de la serie antemolar como el ejemplar tipo de *A. spegazzinii*. En la literatura fue descrito y figurado un ejemplar referido a *A. owenii* que conservó la dentición antemolar totalmente completa. Por lo que se puede apreciar en las figuras (Rae *et al.*, 1996, fig.9) el ejemplar en cuestión, MACN- SC 3649, es uno de los más completos referibles a *Adestis*. A lo largo de este trabajo no se pudo contar con dicho espécimen para su estudio, por lo que no se pudo determinar si efectivamente es referible a *A. owenii* o a *A. spegazzinii*. Entre los especímenes con seis dientes antemolares se cuenta el MACN 5553 y con cinco dientes antemolares: el MACN 8257.
- Raíces del p3. p3 birradiculado: MACN 5550, MACN 5559, MACN 5553, MACN 5556, MACN 5557, MACN 8257, MACN 8255, MACN 8251, MACN 5548a; p3 birradiculado con las raíces fusionadas labialmente: MACN 8253.

Algunos de los pocos restos craneanos conocidos para los Paucituberculata pertenecen a *A. spegazzinii*. A partir de estos restos se pudo constatar la ausencia de vacuidades anteorbitales (FMNH P13160) y la forma y extensión de las fenestras palatales. En el extremo posterior de la mitad derecha del paladar del FMNH P13160, por detrás del M4, se observa un reborde posterior óseo que marcaría un límite posterior de la fenestra palatal, mientras que el límite anterior se ubica a la altura del protocono del M1. En el PU 15225, las fenestras palatales se extienden desde el M4 hasta el M1. En el MACN 3413, el borde lateral y anterior de la fenestra palatal derecha se encuentra completo; por la distancia entre este borde y la serie dentaria se puede inferir que la fenestra fue angosta (*i.e.* no es amplia lateralmente), se extiende desde el protocono del M1 hasta un punto ubicado por detrás de los M4 y se desarrolla entre los huesos maxilar y palatino (la sutura entre estos huesos es claramente visible).

**Propuestas filogenéticas y comparación con las restantes especies del género.** Como se mencionó más arriba, *A. spegazzinii* es muy similar a *A. owenii* y las mismas diferencias existentes entre *A. owenii* y los restantes decastrinos se observan entre éstos y *A. spegazzinii*. *A. spegazzinii* se diferencia de *A. owenii* por su gracilidad y su menor tamaño.

Bown y Fleagle (1993) consideraron a *A. owenii* y *A. lemairei* (= *A. spegazzinii*) como un grupo monofilético y terminal que tuvo por grupo hermano a *A. bonapartei*. Los resultados de este trabajo son compatibles con dicha propuesta.

#### 1.3.5.3.1.c

*Acdestis bonapartei* (Bown y Fleagle, 1993)

Lám. 11 figs. K-M

*Acdestodon bonapartei*, Bown y Fleagle, 1993, pág. 18, fig. 10.

**Tipo.** MACN-CH 1311, rama mandibular derecha con p3-m2 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 10; Lám. 11 figs. K-M de este trabajo).

**Hipodigma.** El tipo solamente

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Formación Sarmiento. Localidad de Sacanana, Pampa de Gan Gan, norte-centro de la provincia del Chubut.

**Medidas.** Tabla 20b.

**Diagnosis.** *Acdestis bonapartei* se diferencia *A. spegazzinii* y *A. owenii* por la mayor diferencia de tamaños entre el m1 y el m2 y el largo subigual del trigónido y talónido del m2; se diferencia de *A. maddeni* por su menor tamaño.

**Comentarios taxonómicos.** El ejemplar tipo y el material referido (MACN-SC 1472) por Bown y Fleagle a *Adestodon bonapartei* no son coespecíficos. El ejemplar MACN-CH 1472, proveniente de niveles deseádenses de la localidad Cabeza Blanca, es referido en este trabajo como un Decastinae indet. (véase más abajo). Aquí cabe mencionar que el ejemplar en cuestión difiere del ejemplar tipo de *A. bonapartei* en la conformación del entocónido, el cual es grácil y en el tamaño de la entocrístida que, de haber estado presente, estuvo muy poco desarrollada. Por lo demás, el material es demasiado fragmentario como para una determinación más precisa que la asignación subfamiliar. El espécimen tipo de *A. bonapartei*, y ahora el único referido a esta especie, es un material relativamente incompleto. Sin embargo, los caracteres que sí pudieron ser evaluados fueron suficientes como para resolver las relaciones de esta especie de forma que resultó un miembro del clado Decastinae.

Cuando Bown y Fleagle (1993) erigieron la nueva especie *Adestodon bonapartei*, y la refirieron a un nuevo género de Adestinae (=Decastinae), *Adestodon*, la diagnosis fue construida en relación a todas las restantes especies de adestinos, incluyendo a *Adestoides*, actualmente un ?Paucituberculata (véase capítulo VI, 2). De las comparaciones con las restantes especies, aquí se coincide en que *A. bonapartei* difiere de *Trelewthentes rothi* en el mayor largo de las entocrístidas de los m1-2, ausencia de paracónido del m2 (Bown y Fleagle, 1993:18 y no Bown y Fleagle, 1993:19) y el mayor desarrollo de la protocristida del m2; además, se observó que ambas especies difieren en el grado de separación del metacónido y entocónido en el m1; en *A. bonapartei* ambas cúspides están proporcionalmente más próxima que en *T. rothi*. Estos rasgos, que diferencian a *A. bonapartei* de *T. rothi* son los mismos que lo aproximan a *A. owenii* y *A. spegazzinii*. En comparación con las especies del decastino *Titanothentes* (véase más abajo), *A. bonapartei* se diferencia en la ausencia de cresta posterior al metacónido del m2, en el menor largo del trigónido del m1 y en el largo subigual del trigónido y talónido del m2. Dentro de la subfamilia, la mayor similitud morfológica se encuentra con las especies de *Adestis*; al igual que en *A. owenii* y *A. spegazzinii* las coronas de los molares son de baja altura y anchas en la base, no existe cresta posterior al metacónido del m2 y la protocristida del m1 es ancha. Las fuertes similitudes entre *A. bonapartei*, *A. owenii* y *A. spegazzinii* ya habían sido mencionadas por Bown y Fleagle (1993:19 y 54) de tal forma que consideraron que las tres especies conformaban un clado. En él ubicaron a *A. bonapartei* como taxón basal, aunque aclarando que su posición filogenética respecto de *A. owenii* y *A. spegazzinii* necesitaba del conocimiento de nuevos ejemplares de *A. bonapartei*. Aquí se coincide en que la evidencia es insuficiente para establecer sus más cercanas relaciones filogenéticas, no obstante, y en virtud de la mayor similitud morfológica con *A. owenii* y *A. spegazzinii* se tomó la decisión taxonómica de referirlo a *Adestis*.

En el contexto del género, *A. bonapartei* se diferencia de las restantes especies por presentar un m2 proporcionalmente pequeño en relación al m1, sobre todo más angosto, y por el largo subigual del talónido y trigónido del m2.

En cuanto a su significado bioestratigráfico, es importante señalar que *A. bonapartei* constituye, junto con *T. rothi*, el registro seguro más antiguo de la subfamilia. Esto fija como mínimo una antigüedad Mioceno Temprano para los Decastinos; de ser correcta la asignación del MACN-CH

1472 a los Decastinae, entonces sería correcta la afirmación de Bown y Fleagle (1993) de una antigüedad por lo menos Oligocena para la subfamilia.

#### 1.3.5.3.1.d

#### *Acelestis maddeni*

Goin, Sánchez-Villagra, Kay, Anaya-Daza y Takai, 2003

*Acelestis maddeni* Goin, Sánchez-Villagra, Kay, Anaya-Daza y Takai, 2003 pág. 308, figs.1-3.

**Tipo.** MNHN-Pal-Bol-V-400, cráneo fragmentario con las series dentarias superiores izquierda y derecha prácticamente completas; región del paladar y basicraneal (Goin, Sánchez-Villagra, Kay, Anaya-Daza y Takai, 2003, figs. 1 y 3).

**Hipodigma.** El tipo y el MNHN-Pal-Bol-V-003689, fragmento maxilar derecho con C-M2 (Goin, Sánchez-Villagra, Kay, Anaya-Daza y Takai 2003 fig. 2).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Laventense. El espécimen tipo proviene de la localidad de Rosario, 6 km al norte de Quebrada Honda, Bolivia, “Nivel I-II” de Río Rosario (MacFadden *et al.*, 1990); los sedimentos de la localidad de Rosario son aproximadamente equivalentes a los de Quebrada Honda, las mediciones paleomagnéticas y radiométricas indican una antigüedad entre 11.9 y 15.4 m.a. El MNHN-Pal-Bol-V-003689 proviene de la localidad de Willajara, “Nivel I” de Quebrada Honda, Bolivia y fue colectado por Yuko Okamura en 1994.

**Medidas.** Tabla 21.

**Diagnosis revisada.** *Acelestis maddeni* se diferencia de las restantes especies de *Acelestis* por su mayor tamaño; se diferencia de *A. owenii* y *A. spegazzinii* por la mayor apertura de la muesca anterior del M1, el menor ancho proporcional del P3 y el menor largo proporcional del protocono y metacónulo del M1 respecto del largo de las estilares.

**Comentarios.** En este estudio se mantiene la asignación genérica de *A. maddeni*. Sus restos son sólo comparables a los de *A. owenii* y *A. spegazzinii* con los que mantiene una total equivalencia en cuanto a los caracteres analizados en la presente filogenia. A diferencia de *A. owenii* y *A. spegazzinii*, la serie superior de *A. maddeni* no se presenta igualmente curva. El P3 en *A. maddeni* es ancho en su porción media, como es característico de los representantes de esta subfamilia, pero su mayor ancho en este punto es proporcionalmente menor al presente en las especies santacrucenses. A diferencia de *A. owenii* y *A. spegazzinii* el largo anteroposterior del metacónulo y protocono del M1 es menor respecto del largo anteroposterior de las estilares. Debido a esto en vista oclusal se puede apreciar que la mitad lingual del molar (StC+D más StB) está más desarrollada que la mitad lingual (protocono más

metacónulo). Finalmente, *A. maddeni* es la especie de *Acdestis* de mayor tamaño (aproximadamente un 15% más grande).

Entre los escasos restos craneanos de Paucituberculata extintos que existen, el holotipo de *Acdestis owenii* es sumamente completo. En comparación con otros cráneos conocidos el MNHN-Pal-Bol-V-003689 ha preservado gran parte de la dentición anterior y detalles de la región auditiva (Goin *et al.*, 2003). No obstante, al haber preservado sólo las hileras dentarias superiores, las comparaciones con las restantes especies de *Acdestis* se ve reducida, fundamentalmente con *A. bonapartei*. De la morfología del P3 se puede deducir que la paracristida del m1 debe haber sido larga, ya que en el premolar antagonista superior, existe una larga faceta de desgaste anteroposterior. Esto es esperable ya que la amplia distancia entre los para- y metacónidos, y el consecuente alargamiento del trigónido del m1, constituye uno de los rasgos diagnósticos de la subfamilia. Además, se pueden observar en *A. maddeni* otros rasgos diagnósticos subfamiliares como el mayor ancho del P3 en su porción media, la disposición de las cúspides del M1, con el protocono ubicado en una posición retrasada respecto de la StB, el largo del cóngulo anterior del M1 y la disminución marcada de tamaños desde el M1 al M4. A pesar del desgaste de los M1 se pudo establecer que el metacono estuvo presente y que se ubicó en la mitad anterior de la StC+D.

A partir de la comparación del cráneo de *A. maddeni* con el de los cenoléstidos vivos, Goin *et al.* (2003) concluyeron que ciertas características craneanas son primitivas. Entre ellas mencionaron: bulbo olfatorio no expandido lateralmente, vacuidades anteorbitales ausentes, proceso paraoccipital fuertemente adosado a la porción mastoidea del petroso y la orientación posterolateral de la abertura del surco del canal transversal. De la comparación con los restos craneanos conocidos de *P. minutus* se puede afirmar que la fórmula dentaria antemolar fue la misma (*i.e.* 3I, C, 3P) y que, al igual que en dicho paleotentino, existieron diastemas por delante y por detrás del canino; en los Caenolestidae actuales, por el contrario, la fórmula antemolar superior incluye cuatro incisivos. La forma general del cráneo también es más similar a la de *P. minutus* que a los cenoléstidos actuales. En ambos paleoténtidos el rostro es proporcionalmente más corto y el cráneo es menos globoso.

De todos los decastrinos, *A. maddeni* es la especie que habitó las latitudes más bajas, y a la vez, constituye junto con el paleotentino *Hondathentes* los registros más modernos de la familia.

#### 1.3.5.3.2

*Titanothentes* Rae, Bown y Fleagle, 1996

*Titanothentes* Rae, Bown y Fleagle, 1996, pág. 3165.

**Especie tipo.** *Titanothentes simpsoni* Rae, Bown y Fleagle, 1996.

**Especies incluidas.** La especie tipo y *Titanothentes pinturinus* sp. nov.

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno, Patagonia.

**Diagnosis.** *Titanothentes* se diferencia de *Trelewthentes* y *Acdestis* por la siguiente combinación de caracteres: (1) presencia de cresta posterior al metacónido en el m2, (2) ausencia de paracono en el M1 (3) coronas de los molares superiores e inferiores de baja altura y anchas en la base y (4) cresta anterior del trigónido del m1 desarrollada. Se diferencia de *Acdestis* (excepto *A. bonapartei*) en el mayor largo proporcional de los trigónidos de los m2-3.

**Comentarios.** *Titanothentes* fue originalmente considerado un miembro de los Palaeothentinae (Rae, Bown y Fleagle, 1996). En este trabajo, en cambio, es referido a los Decastinae. La evaluación conjunta de especímenes provenientes de colecciones antiguas y de los previamente referidos a *T. simpsoni*, permitió determinar el cercano parentesco de esta especie con los decastinos *Acdestis* y *Trelewthentes* que con los paleotentininos *Palaepanorthus* y *Palaeothentes*. Además, estos estudios condujeron a ampliar el concepto actual de *Titanothentes* incorporando una nueva especie al género: *T. pinturinus*; como se argumentará más abajo las similitudes morfológicas observadas entre ciertos especímenes previamente referidos a *Acdestis owenii* y los asignados a *T. simpsoni*, llevaron al reconocimiento de esta nueva especie de *Titanothentes*.

No se conocen dientes superiores de *T. simpsoni*, por lo que la comparación de las características de la dentición superior de este género con aquellas de *Acdestis* y *Trelewthentes*, se restringen a las presentes en *T. pinturinus*. Los molares superiores de *T. pinturinus* difieren de los de las especies de *Acdestis* por la presencia de una cúspide premetaconular más desarrollada y un metacónulo proporcionalmente más grande en el M1. Debido a este último rasgo los M1 son más cuadrangulares. *Titanothentes* se diferencia además de *Trelewthentes* por la ausencia de paracono en el M1. El único M2 que se conoce es el preservado en el MPEF-PV 4544; el mismo, está muy desgastado como para realizar comparaciones detalladas; no obstante, se puede decir que, al igual que los M2 de *Acdestis*, la cara labial es muy poco vertical encontrándose expandida en la base y el tamaño del metacónulo es pequeño; debido a este último rasgo la forma del molar es bien triangular en vista oclusal. En cuanto a los dientes inferiores, *Titanothentes* se diferencia de *Acdestis* por tener los trigónidos de los m2-3 proporcionalmente más largos. De *Trelewthentes* se diferencia por la presencia de una serie de estados de carácter plesiomorfos en el contexto de los Decastinae: coronas de los molares bajas y anchas en la base, protocristida del m2 desarrollada y entocristida de los m1-3 fuertes. Además, se diferencia de ambos géneros por presentar un mayor desarrollo de la cresta posterior al metacónido en los m2-3.

*Titanothentes* presenta un registro temporal corto. Sin embargo, su distribución geográfica no fue igualmente acotada, encontrándose desde el sur de la Pcia. del Chubut (Localidad de Gran Barranca) hasta el extremo sur de la Pcia. de Santa Cruz (Karaiken, Lago Argentino).

#### 1.3.5.3.2.a

*Titanothentes simpsoni* Rae, Bown y Fleagle 1996

Lám. 12, figs. A-G



*Titanothentes simpsoni* Rae, Bown y Fleagle 1996, pág. 3165, figuras 2-4, 6a y 7a.

**Tipo.** MACN SC-3157a, rama mandibular izquierda con 4as, m1-2 enteros y alvéolos del m3 (Rae *et al.* 1996, figs. 2a, 3a, 6a y 7a).

**Hipodigma.** El tipo y los MACN-SC 3156, rama mandibular derecha con m2 y alvéolos del m1 (Rae *et al.*, 1996, fig. 2b); MACN-C 1613, fragmento de m1 derecho aislado; MLP 68-I-17-197, rama mandibular derecha con m1-4 (Lám. 12, figs. A, D); MLP 84-III-5-3, fragmento de rama mandibular derecha con p3-m1 (Lám. 12, figs. B-C, E,); MLP 68-I-17-208, fragmento de rama mandibular derecha con m2-3 completos y raíces del m4 (ex *P. lemoinei*, Marshall y Pascual, 1977, fig. 6 a-c; Lám. 12, figs. F-G) y MLP 68-I-17-209, fragmento de rama mandibular derecha con m2-3 (ex *P. lemoinei*).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, “Notohipidiense”. El espécimen tipo proviene de la parte superior de la sección media de la Fm. Pinturas (Rae *et al.*, 1996), localidad Estancia La Cañada, Pcia. de Santa Cruz. Los ejemplares MLP 68-I-17-197, MLP 68-I-17-208, MLP 68-I-17-209 y MLP 84-III-5-3 provienen del horizonte “Notohippidense” (véase Marshall y Pascual, 1977), Formación Santa Cruz, y de las localidades de Cerro Centinela (MLP 68-I-17-197, MLP 68-I-17-208 MLP 68-I-17-209) y Estancia Josefina (MLP 84-III-5-3), esta última ubicada poco al este de la localidad de Calafate, Provincia de Santa Cruz. Los MLP 68-I-17-197, MLP 68-I-17-208 y MLP 68-I-17-209 fueron colectados por R. Pascual y Odreman Rivas en 1968, mientras que el MLP 84-III-5-3 por R. Pascual en el año 1984.

**Medidas.** Tabla 20c.

**Diagnosis.** *Titanothentes simpsoni* se diferencia de *T. pinturinus* sp. nov. por los siguientes caracteres: (1) p3 unirradicado, (2) gran largo de la paracristida del m1, (3) escasa diferencia en los anchos del trigónido y talónido del m2, (4) metaconido del m3 más adelantado respecto del protocónido y (5) mayor tamaño total.

**Descripción y comentarios de los materiales referidos.** Aquí se describen los restos más completos y mejor preservados de la dentición inferior de *T. simpsoni*. Los ejemplares MLP 68-I-17-197, MLP 68-I-17-208, MLP 68-I-17-209 y MLP 84-III-5-3 pertenecen a antiguas colecciones del MLP y dos de ellos (MLP 68-I-17-208 y MLP 68-I-17-209) habían sido asignados previamente a *P. lobata* (Marshall y Pascual, 1977, = *P. lemoinei* Marshall, 1980).

El MLP 68-I-17-197 es un espécimen sumamente completo ya que ha preservado la serie m1-4; desgraciadamente las coronas de los m2-4 están prácticamente desgastadas hasta sus bases. A pesar de esto, la preservación de la serie molar completa permite conocer cual fue la relación de tamaños entre los distintos dientes; la diferencia de tamaños entre los m2-3 es menos marcada que en las restantes especies de decastinos (excepto *P. pinturinus*). El m1 es el diente de mayor tamaño de la serie; esto se debe principalmente al gran largo del trigónido, el cual supera al de cualquiera de los restantes decastinos. El paracónido del m1, una cúspide bastante robusta en el contexto en los decastinos, está separado de la cresta anterior por un valle poco profundo. Si bien el molar muestra

cierto grado de desgaste, en vista lingual se puede apreciar que no existió gran diferencia de altura entre el paracónido y protocónido. Con el alargamiento del trigónido, el paracónido y metacónido se encuentran muy separados entre sí, la paracrístida es muy larga y la postcrístida bien oblicua en sentido anterolabial-posterolingual. En el resto de los paleoténtidos la postcrístida siempre asume una orientación perpendicular al eje principal del molar o es ligeramente oblicua. A partir de la base preservada del entocónido y entocrístida se puede afirmar que la entocrístida fue larga, como ocurre en la mayoría de los decastinos; excepto *Trelewthentes rothi*, donde esta crístida está prácticamente ausente.

El MLP 84-III-5-3 es un fragmento mandibular derecho que ha conservado el p3 y el m1. La importancia de este nuevo resto radica en que originalmente (Rae *et al.*, 1996) se había interpretado al p3 como birradiculado y de gran tamaño; esta interpretación condujo a los autores de la especie a relacionar a *T. simpsoni* con los paleoténtidos. El p3 es, en realidad, reducido y unirradiculado; en la cara labial aún se puede observar el límite entre las raíces, ahora fusionadas; algo similar habría ocurrido en el MACN-SC 3156, lo cual se puede inferir a partir de la morfología del alvéolo anterior al m1 el cual se encuentra dividido por una trabécula ósea (Rae *et al.*, 1996, fig. 2b). En *Trelewthentes*, por ejemplo, el p3 es igualmente reducido pero birradiculado y con sus raíces bien separadas, al igual que ocurre en algunos especímenes de *Acdestis*; su sección es subcircular y posee una cara de desgaste lingual. En *T. simpsoni* como en todos los Paucituberculata, pero más marcadamente en *Pilchenia*, los paleoténtidos y abderítidos, el p3 es una suerte de soporte del trigónido del m1; la mitad posterior del premolar se encuentra ubicada por debajo del extremo más anterior del m1. El m1 de este ejemplar está más desgastado que el del ejemplar MLP 68-I-17-197, no obstante, presenta la misma morfología general y se diferencia sólo por su tamaño algo mayor.

Los ejemplares MLP 68-I-17-208 y MLP 68-I-17-209 son, en principio, referibles a los Decastinae y no a los Plaeotentinae por la disposición de las entocrístidas y crístida oblicua de los m2-3; en estos ejemplares como en los decastinos, la crístida oblicua se une a la protocrístida en una posición bien labial, y la entocrístida es ligeramente oblicua en el m2 y recta en el m3. Además, las coronas son basalmente anchas, como ocurre en todos los miembros de dicha subfamilia (excepto *T. rothi*) y los tamaños relativos entre los m2-3 y m3-4 también son equivalentes a los restantes decastinos. Entre los decastinos los ejemplares descritos son asignables a *Titanothentes simpsoni* dado que son morfológicamente equivalentes a los m2-3 del MLP 68-I-17-197. Los rasgos comparables son el contorno oclusal, tamaño relativo entre ambas piezas dentarias, igual proporción de largo trigónido-talónido en el m2 (una característica que es apreciable en vista labial) e igual diferencia de tamaños m3-4 (inferida a partir de las raíces del m4 preservadas en el MLP 68-I-17-208) e igual tamaño total; adicionalmente, estos ejemplares tienen la misma procedencia geográfica y estratigráfica que el MLP 68-I-17-197.

La morfología de las cúspides y crestas de los m2-3 es más claramente visible en el MLP 68-I-17-208 que en el MLP 68-I-17-209. Los m2-3 del MLP 68-I-17-208 son robustos y de cúspides bajas. El m2 tiene un trigónido poco acortado, que posee en su cara labial un cóngulo anterobasal vestigial

que expande basalmente la cara labial del trigónido; no hay evidencia de paracónido, como si sucede en *Trelewthentes rothi* y el metacónido tiene bien desarrollada la cresta posterior, a diferencia de las especies de *Adestis* y *Trelewthentes rothi*. La crístida oblicua tiene su extremo distal ubicado labialmente a la muesca de la protocrístida lo que hace que esta crístida sea más bien paralela a la serie dentaria, que oblicua. El entocónido es una cúspide baja, tiene una entocrístida relativamente larga y sólo ligeramente oblicua al eje anteroposterior del molar; su extremo anterior no contacta a la cresta posterior del metacónido, como ocurre en *T. pinturinus* (véase más abajo); la cresta posterior al entocónido se une a la postcrístida y el hipoconúlido, comprimido dorsoventralmente, se ubica en una posición media, en la cara posterior del molar. En el m3 el trigónido es acortado; a diferencia de *T. pinturinus* la protocrístida es bien oblicua respecto del eje anteroposterior debido al mayor adelantamiento del metacónido. La crístida oblicua es totalmente paralela al eje anteroposterior. El entocónido, al igual que en el m2, es bajo y la entocrístida es larga y prácticamente contacta el extremo posterior de la cresta posterior del metacónido. La postcrístida e hipoconúlido presentan las mismas características que en el m2. A diferencia del m2, no existen vestigios de cóngulo anterobasal. Del m4 solo se conservaron sus raíces, a partir de ellas se puede decir que el m4, si bien estaba reducido, no lo estaba tanto en relación al m3 como en los restantes decastrinos.

**Comentarios.** Los MLP 68-I-17-208 y MLP 68-I-17-209 fueron originalmente referidos por Marshall y Pascual (1977) a *Pilchenia lobata* (= *P. lemoinei*). Dado que estos restos provenían de los mismos niveles que el ejemplar tipo de *P. lobata* (Notohippidiense de Karaiken, Patagonia austral) dichos autores primaron sus comparaciones con esa especie. Posteriormente, Marshall (1980) sinonimizó a *P. lobata* con *P. lemoinei*, con lo cual estos restos fueron incluidos en el hipodigma de *P. lemoinei*. Por los argumentos expresados más arriba, estos ejemplares fueron asignados aquí a *T. simpsoni*. La revaluación de estos especímenes junto con el estudio de los MLP 68-I-17-197 y MLP 84-III-5-3 han permitido ampliar considerablemente el conocimiento de la morfología dentaria de *T. simpsoni* y, de este modo, establecer con mayor precisión sus más cercanas relaciones filogenéticas.

Los MLP 68-I-17-197 y MLP 84-III-5-3 al conservar el p3 y el m4 preservaron dos rasgos diagnósticos de los decastrinos: reducción marcada de tamaño entre los m2-4, p3 reducido y ausencia de cúspide anterobasal del p3; por otro lado los MLP 68-I-17-208 y MLP 68-I-17-209, permitieron conocer en detalle la morfología de los m2-3, parcialmente preservada en los ejemplares tipo y MLP 68-I-17-197.

*Titanothentes simpsoni* es un particular decastrino que se caracteriza por su gran tamaño y la gran longitud de la paracrístida del m1. Junto con algunos especímenes de *A. owenii* son los únicos que tienen p3 unirradicado. Además de los rasgos mencionados, *T. simpsoni* se diferencia de *T. pinturinus* por la escasa diferencia en los anchos del trigónido y talónido del m2 y el mayor adelantamiento del metacónido del m3.

Dado que originalmente *T. simpsoni* fue considerado un miembro de los Palaeothentinae, todas las comparaciones e inferencias filogenéticas fueron realizadas en el marco de dicha subfamilia. Así, se consideró que su más cercano parentesco se encontraba con *P. aratae* y *P. primus*. Según Rae

*et al.* (1996) las tres especies conformarían un clado terminal de paleotentinos cuyas relaciones entre sí aún permanecerían irresueltas. La justificación de su agrupamiento se encontraría en la presencia compartida de un “muro” anterior al entocónido del m1 (Rae *et al.*, 1996, fig. 4b) y de una escasa “bifurcación” del paracónido del m1. Como se explicó previamente (capítulo V, 1.3) la escasa “bifurcación” del paracónido es, en la nueva interpretación de esta estructura, el producto del pequeño tamaño del paracónido y cresta anterior del trigónido del m1. El pequeño tamaño del paracónido del m1 es actualmente un carácter diagnóstico de los Decastinae. La cresta anterior del trigónido del m1 (“paracónido gemelo”) está mucho mas desarrollada en *T. simpsoni* que en los restantes decastinos (excepto *T. pinturinus*). Por último el “muro” mencionado es interpretado aquí como la entocrístida del m1, un rasgo que está presente en todos los Paucituberculata.

*T. simpsoni* se encuentra distribuido en sólo un par de localidades patagónicas: una en el centro de la Pcia. de Santa Cruz (Ea. La Cañada) y otra al suroeste de la misma provincia (Karaiquen). Temporalmente ambas localidades fueron referidas al Mioceno Temprano (“Piturense”).

#### 1.3.5.3.2.b

#### *Titanothentes pinturinus* sp. nov.

Lám. 12, figs. H-J

**Tipo.** MACN- SC 972, rama mandibular izquierda con alvéolos de los 2as, p3-m3 enteros y alvéolos del m4 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 13; Lám. 12, figs. H-I).

**Hipodigma.** MACN- SC 407, rama mandibular izquierda con alvéolos de los ?p2-3 y m1-2 enteros; MACN- SC 408, rama mandibular izquierda con m2 y fragmento de m3; MACN- SC 416, rama mandibular izquierda con m2-4; MACN- SC 451, rama mandibular derecha con m2-3 y alvéolos del m4; MACN- SC 500, m2 derecho aislado; MACN- SC 558, rama mandibular izquierda con m2-3; MACN- SC 578, rama mandibular derecha con alvéolos de los ai2-3, 3as, p3-m3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 585, rama mandibular izquierda con m2, raíces del m3 y alvéolos del m4; MACN- SC 641, rama mandibular izquierda con p3-m2 enteros y alvéolos de los m3-4; MACN- SC 643, rama mandibular derecha con alvéolo el p3 y m1 entero; MACN- SC 644, rama mandibular izquierda con m2 entero y alvéolos de los m3-4; MACN- SC 659, rama mandibular izquierda con m2, raíces del m3 y alvéolos del m4; MACN- SC 680, rama mandibular izquierda con m2-4 (Lám., 12 fig. J); MACN- SC 682, rama mandibular izquierda con p3-m1; MACN- SC 685, rama mandibular izquierda con alvéolo del ?p2 y p3-m1 enteros; MACN- SC 709, rama mandibular derecha con m2-3 y alvéolos del m4; MACN- SC 786\*, rama mandibular derecha con alvéolos de ai2-3, 3as, y p3-m1 enteros; MACN- SC 787\*, rama mandibular izquierda con alvéolos de los p2-3, m1-3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 790\*, rama mandibular derecha con m3 y alvéolo anterior del m4; MACN- SC 874, rama mandibular derecha con m3-4; MACN- SC 988, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2, 2as, rp3, m1 y m3 fragmentarios y m2 entero; MACN- SC 989 B, m1 derecho aislado; MACN- SC 990, m1 derecho aislado; MACN- SC 991, rama mandibular izquierda con m1-2

y alvéolos de los m3-4; MACN- SC 1008, rama mandibular derecha con m2-3; MACN- SC 1011, rama mandibular derecha con m2 entero y alvéolos del m3; MACN- SC 1018, m1 izquierdo aislado; MACN- SC 1026, m2 izquierdo aislado; MACN- SC 1027, rama mandibular izquierda con p3-m1; MACN- SC 1042, rama mandibular izquierda con m2-4; MACN- SC 1161, rama mandibular izquierda con m2 y alvéolo anterior del m3; MACN- SC 1165, rama mandibular izquierda con alvéolos de los p2-3, m1 entero y alvéolo anterior del m2; MACN- SC 1166, m1 izquierdo fragmentario; MACN- SC 1195, m1 izquierdo aislado; MACN- SC 1197, rama mandibular izquierda con m2 y alvéolo anterior del m3; MACN- SC 1386, rama mandibular izquierda con alvéolo del p2 y p3-m3; MACN- SC 1486, rama mandibular izquierda con m1-4; MACN- SC 1612, m1 derecho aislado; MACN- SC 3189, rama mandibular derecha con alvéolo del p2, p3-m3 enteros y alvéolos del m4; MACN- SC 3190, rama mandibular derecha con m1-2 y alvéolo anterior del m3; MACN- SC 3262, rama mandibular derecha con alvéolos de los 2as, ap3 y m1 entero; MACN- SC 3273, rama mandibular derecha con alvéolos del p3 y m1 entero; MACN- SC 3277, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4541, M1 izquierdo aislado y MPEF-PV 4544, fragmento de maxilar izquierdo con fragmento de M1 y M2 entero; MSC 2, fragmento mandibular derecho con los m1-2, fragmento de m3 y alvéolos del m4; MSC 3, fragmento mandibular derecho con los m2, fragmento de m3 y alvéolos del m4; MSC 15, fragmento mandibular izquierdo con m1-2 y alvéolos de los m3-4 y MSC 16, M1 izquierdo aislado.

\*No fueron mencionados en el hipodigma de *Adestis owenii* dado por Bown y Fleagle (1993) y tampoco figura la procedencia en el repositorio correspondiente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, “Pinturense”; Fm. Pinturas, localidades: *Cerro de los Monos* (MACN- SC 578, MACN- SC 558, MACN- SC 585, MACN- SC 1612, MSC 2 y MSC 3), *Cauce Seca* (MACN- SC 644, MACN- SC 643, MACN- SC 641, MACN- SC 659), *Loma de la Lluvia* (MACN- SC 680, MACN- SC 682, MACN- SC 709, MACN- SC 685, MACN- SC 3277, MACN- SC 1166, MACN- SC 3262, MACN- SC 1165, MACN- SC 1161), *Portezuelo Sumich Norte* (MACN- SC 416, MACN- SC 500, MACN- SC 451, MACN- SC 407, MACN- SC 408, MSC 15 y MSC 16) *Portezuelo Sumich Sur* (MACN- SC 972, MACN- SC 1386, MACN- SC 874, MACN- SC 988, MACN- SC 1486, MACN- SC 1008, MACN- SC 1197, MACN- SC 989 B, MACN- SC 3273, MACN- SC 1026, MACN- SC 1027, MACN- SC 1195, MACN- SC 1042, MACN- SC 990, MACN- SC 991, MACN- SC 1011, MACN- SC 1018) *Estancia Ana María* (MACN- SC 3189, MACN- SC 3190), Pcia. de Santa Cruz. Los ejemplares MPEF-PV 4541 y MPEF-PV 4544 proceden de la localidad de *Gran Barranca*, Fm. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina.

**Medidas.** Tablas 20c y 21.

**Diagnosis.** *Titanothentes pinturinus* sp. nov. se diferencia de *T. simpsoni* por los siguientes caracteres: (1) menor largo proporcional de la paracristida del m1, (2) p3 birradicado, (3) trigónido del m2

proporcionalmente menos ancho en relación al talónido, (4) metacónido del m3 menos adelantado respecto del protocónido y (5) menor tamaño total.

### **Descripción y comentarios de los materiales.**

**Dentición inferior.** *A. pinturinus* se caracteriza por tener un pequeño p3, birradicado, que no alcanza el grado de reducción presente en *T. simpsoni*. Al igual que en *T. simpsoni* el p3 carece de cúspide anterobasal. El m1 es un diente de sección triangular, con una larga paracristida que remata en un pequeño paracónido, que se encuentra separado de la cresta anterior del trigónido por un valle poco profundo; la cresta anterior del trigónido está desarrollada de tal manera que es bien diferenciable respecto del paracónido. En la serie molar existe un gradiente marcado de tamaños desde el m1 al m4; no obstante, esta diferencia de tamaños no es tan marcada como la presente en *A. owenii* y *A. spegazzinii* de modo que es equivalente a la presente en *T. simpsoni* (véase tabla 9.b). El m2 se caracteriza por presentar una cuenca amplia del trigónido, esto se debe a su gran amplitud anteroposterior y a la presencia de una alta paracristida que hace que la cuenca sea, además, profunda. La cristida oblicua se une a la protocristida en una posición algo labial, por lo que el molar presenta una constricción entre el trigónido y talónido poco marcada. La cresta posterior del metacónido está bien desarrollada, aunque no alcanza a contactar a la entocristida, como ocurre por ejemplo en algunos ejemplares de *P. primus*. El entocónido tiene una cresta anterior comprimida y ligeramente curvada hacia la cuenca, es decir, que su extremo anterior se ubica algo labialmente al extremo posterior de la cresta posterior del metacónido. Los m2-3 presentan grandes hipoconúlidos comprimidos dorsoventralmente. En el m3 el trigónido está reducido y la paracristida es bien oblicua en sentido posterolingual a anterolabial. A diferencia del m2, en el m3 la entocristida contacta la cresta posterior del metacónido y es paralela a la serie dentaria; al igual que en el molar anterior es comprimida lateralmente. El m4 es muy reducido y, prácticamente, no se pueden diferenciarse en él sus cúspides; las cúspides labiales son muy bajas y forman un filo casi continuo.

Existe escasa variabilidad en tamaño en los ejemplares estudiados, entre los ejemplares de tamaño algo mayor se cuenta el MACN-SC 680 y entre los pequeños el MACN-SC 3189.

**Dentición superior.** Existen sólo tres especímenes referibles a la dentición superior de esta especie (MPEF-PV 4541, MPEF-PV 4544 y MSC 16). En los molares aislados MPEF-PV 4541 y MSC 16, (mejor preservados que el del MPEF-PV 4544) se puede apreciar la disposición de las cúspides labiales y linguales propias del M1 de los decaestinos: el protocono se ubica retrasado respecto de la StB y el metacónulo apareado con la StC+D. Otro de los rasgos diagnósticos de los decaestinos, observables en estos molares, es el gran largo proporcional del cíngulo anterior, cuyo extremo lingual alcanza la base de la corona. El metacono es reducido y se ubica en la mitad anterior de la cara lingual de la StC+D y el paracono está claramente ausente. La cúspide premetaconular es pequeña (como en *A. owenii*, *A. spegazzinii* y *T. rothi*) y se ubica próxima a la base del metacono. El ejemplar MPEF-PV 4544 permite apreciar, a pesar del desgaste, algunas diferencias entre el M1 y el M2. En principio el M2 es un diente triangular, y no cuadrangular, debido al escaso desarrollo del metacónulo. Esto es

concordante con lo que ocurre en los M2 de las especies de *Adestis* y en *Trelewthentes* y que diferencia a estos molares de los M2 de los paleotentininos en los que dicha cúspide es más robusta y saliente. En cuanto a la forma general de las coronas de los M1-2, en correlación con la mayor amplitud basal de las coronas de los molares inferiores, los M1-2 también presentan coronas anchas en la base. Debido a esto, las caras labiales de los M1-2 son más bien oblicuas que subverticales.

Entre todos los decastrinos *T. pinturinus* muestra mayores similitudes con *T. simpsoni* por lo que fue aquí referida a este género, a pesar de que en la filogenia realizada no se hayan resuelto como taxones hermanos. Los rasgos compartidos entre ambas, y que justifican su asignación a un mismo género, fueron detalladas en los comentarios sobre *Titanothentes*. En los rasgos que son confrontables *T. pinturinus* se diferencia de *T. simpsoni* por la mayor diferencia en ancho trigónido-talónido del m2, el menor adelantamiento del metacónido del m3 (lo que genera una cuenca del trigónido del m3 más amplia), el menor largo de la paracristida del m1 y el p3 birradiculado.

**Distribución espacio- temporal.** *T. pinturinus* presenta la misma distribución temporal que la especie tipo, pero, a diferencia de ella, su distribución geográfica es menos meridional (*i.e.* Sur de la Pcia. del Chubut y noroeste de la Pcia. de Santa Cruz.)

#### *Trelewthentes* Bown y Fleagle 1993

**Especie tipo.** *Trelewthentes rothi* Bown y Fleagle, 1993.

**Especies incluidas.** La especie tipo solamente.

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno. Patagonia central.

**Diagnosis.** Como la de la especie tipo.

**Comentarios.** Véase los comentarios sobre *Trelewthentes rothi*.

#### 1.3.5.3.3

#### *Trelewthentes rothi* Bown y Fleagle, 1993

Lám. 12, figs. K-O

*Trelewthentes rothi* Bown y Fleagle, 1993, pág. 21, figs. 12, 15.2 y 15.3.

**Tipo.** MACN- CH 1369, rama mandibular derecha con p3-m1 (Bown y Fleagle, 1993, fig. 12; Lám. 12, figs. K-M de este trabajo)

**Hipodigma.** MACN- CH 1321, M1 izquierdo aislado; MACN- CH 1322, m2 derecho aislado; MACN- CH 1324, m1 derecho aislado; MACN- CH 1336, m2 derecho aislado (Bown y Fleagle, 1993, fig. 12); MACN- CH 1340, rama mandibular derecha con m2 y alvéolos de los m3-4; MACN- CH 1343, rama mandibular izquierda con m2 fragmentario y alvéolo anterior del m3; MACN- CH 1363,

m2 izquierdo aislado; MACN- CH 1377, rama mandibular derecha con alvéolo posterior del m1, m2 entero y alvéolos del m3; MACN- CH 1380, m2 izquierdo aislado; MACN- CH 1393, m2 izquierdo aislado; MACN- CH 1398, m2 izquierdo aislado; MACN- CH 1402, m2 izquierdo aislado; MACN- CH 1403, rama mandibular izquierda con m2 y alvéolo anterior del m3; MACN- CH 1404, m2 derecho aislado; MACN- CH 1424, m2 derecho aislado; MACN- CH 1429, rama mandibular derecha con m2 (ex *P. marshalli*); MACN- CH 1436, m2 izquierdo aislado; MACN- CH 1442, M1 derecho aislado; MACN- CH 1443, M1 derecho aislado; MACN- CH 1444, M1 derecho aislado; MACN- CH 1447, Mx; MACN- CH 1450, M2 derecho aislado; MACN- CH 1452, M1 derecho aislado; MACN- CH 1457, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 5289, m1 izquierdo aislado; MPEF-PV 5293, rama mandibular izquierda con p3-m3 (Lám. 12, figs. N-O); MPEF-PV 5304, rama mandibular izquierda con raíz del m1, m2-3 completos; CENPAT 3, M1 derecho aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Miembro Trelew, Fm. Sarmiento. Localidad de Gaiman, Pcia. del Chubut.

**Medidas.** Tablas 20c y 21.

**Diagnosis.** *Trelewthentes rothi* se diferencia de las restantes especies de Decastinae por la siguiente combinación de caracteres: (1) presencia de paracono en el M1, (2) coronas de los molares superiores e inferiores altas, (3) presencia de paracónido en el m2, (4) cresta anterior del trigónido del m1 poco desarrollada y (5) escaso desarrollo de la entocrístida en los m1-3.

**Descripción y comentarios.** Una de las características más notables de los molares de *T. rothi* es la gran altura de las coronas. Esto se hace evidente, en los molares inferiores, en la gran altura de la paracrístida y crístida oblicua de los m1-2. En contraposición, la protocrístida de los m2-3 es de escasa altura. Las características mencionadas son apreciables, más claramente, en los ejemplares con menor desgaste (e.g. MACN-CH 1324, MACN-CH 1393 y MACN-CH 1322). En los molares superiores la altura de la corona está expresada por una mayor altura proporcional del metacónulo y de las cúspides estilares por sobre la superficie del trigono.

El m1 de *T. rothi* tiene una larga paracrístida, un paracónido prácticamente indiferenciable y ausencia de valle que lo separe de la cresta anterior. El protocónido tiene casi la misma altura que el paracónido, por lo que la paracrístida no solo es alta sino también subhorizontal. La metacrístida se une al metacónido en una posición algo labial, como en todos los paleoténtidos, pero su filo se interrumpe antes de contactar al metacónido, formando de esta manera una suerte de pequeño valle en ese punto. Esta muesca fue considerada diagnóstica de la especie (Bown y Fleagle, 1993), pero aquí es interpretada como una consecuencia de la mayor altura general de toda la corona. El metacónido no presenta cresta posterior al igual que ocurre en los m2-3. El entocónido es grácil y tiene una entocrístida corta y subvertical por lo que con escaso desgaste el entocónido parece carecer de entocrístida. El m2 presenta en el trigónido un muy pequeño paracónido, visible claramente en los



dientes sin desgaste (Bown y Fleagle, 1993, fig. 12). Está ubicado en una posición algo mesial, esto es, algo labial al metacónido. Es de muy pequeño tamaño y se encuentra unido a una corta aunque alta postparacrístida. La postparacrístida se une a la preprotocrístida formando un ángulo marcado en la esquina anterolabial del molar. La preprotocrístida también es alta en toda su extensión. La protocrístida es sumamente baja; la crístida oblicua junto con la preprotocrístida forman prácticamente una cresta continua y casi paralela al eje anteroposterior del molar. El entocónido es grácil como en el m1 y su entocrístida es asimismo grácil y corta.

Aquí se describen los nuevos materiales MPEF-PV 5304 y MPEF-PV 5293 que permiten ampliar el conocimiento de la dentición inferior de esta especie; el MPEF-PV 5293 es la rama mandibular más completa con la que se cuenta actualmente, habiendo preservado la serie p3-m3 más los alvéolos del m4; por su parte el MPEF-PV 5304 conservó la serie m2-3 aunque con mucho desgaste. El p3 es reducido como en la mayoría de los *Acdestis*, birradicado y ubicado bien por debajo del trigónido del m1. La diferencia de tamaños m2-3 es muy grande. De la morfología del m3 es poco lo que se puede decir debido al grado de desgaste que presentan, pero a pesar de eso se puede apreciar que el trigónido era corto y el entocónido grácil como en el m2. A juzgar por los alvéolos del m4, este diente fue muy pequeño en relación con el m3.

La dentición superior conocida de *T. rothi* está compuesta por unos pocos molares aislados. El M1 se caracteriza, al igual que los molares inferiores, por la altura considerable de las cúspides; en comparación con cualquier otro paleoténtido estas cúspides son mucho más altas. La altura de las estilares se hace más notoria labialmente mientras que en vista lingual se aprecia una diferencia de altura importante entre la cuenca del trigono y las StB y StC+D (véase Bown y Fleagle, 1993 fig. 15.2). La superficie oclusal del protocono presenta una fuerte pendiente labial; esta conformación es lo que le da una gran profundidad a la cuenca del trigono; como consecuencia, la postprotocrístida en *T. rothi* realiza un recorrido descendente desde la cúspide del protocono hasta la base del metacónulo. La postprotocrista en los restantes Palaeothentidae, en cambio, es subhorizontal y su extremo distal siempre se encuentra separado del metacónulo por un valle de profundidad variable. Lingualmente a la protocrístida se desarrolla, en los M1 de *T. rothi*, una especie de plataforma o cingulo el cual, en algunos M1, se repite en la cara lingual de la preprotocrístida. El protocono se expande poco lingualmente, aun menos que en *Acdestis* y al igual que en todos los decastinos, el cingulo anterior es largo y alcanza lingualmente la base del protocono. El paracono y metacono están presentes pero muy reducidos, sobre todo el paracono. El paracono está ubicado en la base de la StB en una posición anterior, en el extremo distal de la preprotocrista. El metacono se encuentra ubicado en la base de la StC+D en una posición anterior, en el extremo de la cresta premetaconular. El mayor tamaño del metacono en comparación con el paracono se debe, no sólo a su mayor diámetro, sino también a su mayor altura. Las crestas anterior y posterior de ambas cúspides son indiferenciables. Los mismos caracteres que diferencian el M1 de *Trelewthentes* de los M1 de los restantes paleoténtidos permiten diferenciar y caracterizar a los M2 de *Trelewthentes*: la superficie oclusal del protocono tiene una fuerte pendiente labial por lo que la cuenca del trigono es proporcionalmente más profunda y el

metacónulo se encuentra más sobreelzado; la postprotocrista desciende desde la cúspide del protocono y su extremodistal se une a la base del metacónulo. Al igual que en *Acdestis* las bases de las caras labiales de las estilares se encuentran expandidas, sobre todo la de la StB lo que le da al molar un mayor ancho proporcional de la mitad anterior respecto de la posterior, esta diferencia es característica de *Trelewthentes* y *Acdestis*, pero en el primero es más marcada. No existe en el M2 vestigios de paracono; el metacono, en cambio estuvo presente, aunque reducido en una posición similar a la que ocupa en el M1, esto es, en la base de la cara lingual de la StC+D y ubicado en una posición anterior y en el extremo distal de la cresta premetaconular. La diferencia de tamaños entre el M1 y el M2 es comparable a la de los palaeotentininos y diferente de la de *Acdestis* donde el M1 posee una superficie oclusal mucho más grande que la del M2.

Varios rasgos de la morfología dentaria de *T. rothi* están asociados a la mayor altura de las coronas, por ejemplo, la mayor altura proporcional de todas las crestas de los m1-3 (excepto la protocrístida y entocrístida) y la ausencia de contacto entre la protocrístida y el metacónido por la presencia de una muesca en el m1. Estos y otros rasgos derivados en *T. rothi* se combinan con otros primitivos como la retención del paracónido en el m2 y del paracono en el M1; la presencia de paracónido en el m2 ocurre, entre los decastinos, sólo en *T. rothi*. Esta especie también es única en presentar coronas de los molares gráciles y entocrístidas muy poco desarrolladas.

Bown y Fleagle (1993) habían reconocido dos clados principales de acdestinos, *Acdestis-Acdestodon* por un lado, y *Acdestoides-Trelewthentes* por el otro. Según lo expresaron estos autores la relación entre *Acdestoides* y *Trelewthentes* era conjetural y sólo basada en la retención del paracónido del m2. En este trabajo se argumentó en contra de la asignación de *Acdestoides* a los Decastinae (véase capítulo VI, 2) y en cuanto al más cercano parentesco de *Trelewthentes*, existe cierta evidencia que favorecería su mayor proximidad a *Acdestis* que a las especies de *Titanothentes* (véase resultados del análisis filogenético).

#### 1.3.5.3.4

#### DECASTINAE indet.

**Material referido.** MACN-CH 1472, fragmento de m1 derecho (Bown y Fleagle, 1993, fig. 15.1).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Tardío, Edad-mamífero Deseadense. Fm. Sarmiento. Localidad de Cabeza Blanca, Pcia. del Chubut.

**Descripción y comentarios.** El espécimen es un m1 aislado y fragmentario que ha perdido el extremo más anterior del trigónido. A juzgar por los rasgos confrontables el MACN-CH 1472 puede ser referido a los Decastinae; si bien el paracónido y la porción distal de la paracrístida se han perdido, el resto de paracrístida que se conservó permite inferir que existía una distancia importante entre el metacónido y el paracónido, de manera similar a lo que ocurre en los decastinos. La comparación con los géneros incluidos en esta subfamilia es más difícil; la ausencia o escaso desarrollo de entocrístida y la amplia separación entre el meta- y entocónido aproximan la morfología del MACN-CH 1472 a la de

*Trelewthentes*. No obstante, el resto es demasiado fragmentario como para lograr una determinación más precisa, por lo tanto, fue referido aquí como un Decastinae indet.

### 1.3.6

#### Familia ABDERITIDAE (Ameghino, 1889)

Abderitesidae Ameghino, 1889, pág. 268-269; 1891b, pág. 304.

Abderitidae Ameghino, 1894, pág. 337; 1898, pág. 185; Trouessart, 1898, pág. 1200 (*partim*); Marshall, Case y Woodburne, 1990, pág. 484.

Abderitinae Sinclair, 1906, pág. 417; Loomis, 1914, pág. 224; Marshall, 1976, pág. 60; 1980, pág. 43; Marshall, 1987, pág. 145; Kirsch, Lapointe y Springer, 1997, pág. 244.

#### Géneros incluidos

*Abderites* Ameghino, 1887, pág. 5.

*Parabderites* Ameghino, 1902b, pág. 43.

*Pitheculites* Ameghino, 1902c, pág. 74.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno-Mioceno, América del Sur.

**Diagnosis.** Los Abderitidae se caracterizan por los siguientes rasgos dentarios derivados: (1) paracónido, protocónido y metacónido del m1 alineados, (2) presencia de una cúspide anterolabial en el trigónido de los m2-3, (3) muesca de la protocristida en el m2 poco desarrollada, (4) ausencia de cíngulo lingual del P3, (5) presencia de crestas linguales en el P3 y (6) presencia de lofos desarrollados.

**Ameghino.** Ameghino (1889) reconoció a la familia Abderitesidae para incluir al, hasta entonces, único género referido a ella, *Abderites*. Desde que Sinclair (1906) propuso el nombre Abderitidae, éste ha sido el más comúnmente usado hasta nuestros días. Marshall y Tedford (1978), como se mencionó más arriba, solicitaron a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica que el nombre Abderitinae Ameghino, 1889 fuera incorporado como nombre oficial de grupo-familia y no tuviera prioridad sobre el de Caenolestidae Trouessart, 1898. Así, el nombre de grupo familia utilizado en las últimas décadas ha sido el de Abderitidae (véase tabla 1). De acuerdo con las primeras propuestas de homologías dentarias, Ameghino (1889) relacionó más fuertemente a *Abderites*, y por lo tanto a sus Abderitesidae, con los Hypsiprymnae y Plagiaulacidae. Posteriormente (Ameghino, 1891b) reinterpretó la homología serial de los premolares y molares (véase introducción) y vinculó a los Abderitidae con los Epanorthidae (Palaeothentidae), Garzonidae (cenolestidos, en parte) y los

Plagiaulacidae (multituberculados). En 1890, Ameghino dio a conocer un nuevo género de “plagiaulacidios” argentinos: *Tidaeus* (= *Mannodon*), el cual es considerado en este trabajo un Abderitidae indet. (véase más adelante). Entre los rasgos propios de la familia Ameghino (1894:337) indicó que en la serie dentaria superior el diente hipertrofiado y cortante era el P3, seguido por cuatro molares, mientras que el diente hipertrofiado y cortante inferior era el primer molar. Además Ameghino (1894) detalló, basándose en restos craneanos referidos a *Abderites* (vease más abajo), ciertas características craneanas como el rostro corto y grandes órbitas que serían típicos de esta familia. Posteriormente Ameghino (1898) removió a *Mannodon* de los Paucituberculata y lo incluyó entre los Multituberculata. Entre los Abderitidae, volvió a reconocer un único género, *Abderites*; el rasgo diagnóstico principal de la familia fue la ausencia de “rayas” (crestas) en el m1. Más adelante Ameghino (1902b, 1902c) reconoció un nuevo género para la familia, *Parabderites*. *Pitheculites*, el tercer género que aquí se incluye entre los abderítidos originalmente fue considerado por Ameghino (1902c) como un miembro de los Primates Homonculidae; junto con éste había reconocido otro género y especie, *Homunculites pristinus*, el cual es considerado aquí como *Abderites* sp.

### Comentarios

La primera revisión comprehensiva de los Abderitidae fue realizada por Marshall (1976) y sirvió de base para el tratamiento de este grupo realizado años después por el mismo autor (Marshall, 1980). En ambos trabajos las diagnosis de este agrupamiento estuvieron basadas esencialmente en los mismos caracteres por lo que a continuación sólo se discute la más reciente de las dos: (1) fórmula dentaria  $I^{1/2}, C^{1/1}, P^{2/3}, M^{4/4}$ ; (2) rama mandibular corta y alta; (3) gran incisivo procumbente seguido de cuatro dientes vestigiales, unirradiculados, pequeños y espaciados (i2, c, p1, p2); (4) p2 unirradicado; (5) ausencia de metacónido en el m1, trigónido lateralmente comprimido, del tipo “plagiaulacoideo” uniendo el paracónido y el protocónido; (6)  $M^{2-3/2-3}$  bunolofodontes; (7) ausencia de paracónido en los m2-3; (8) trigónidos y talónidos de tamaño subigual (en vista oclusal) y de igual altura (en vista lateral), cuencas del trigónido y talónido amplias y poco profundas; (9) ausencia de “cónulo intermedio” en los M1-3; (10) presencia de una pequeña cúspula anterior al paracono de M3; (11) modificaciones sectoriales en los P3 (?)/ p3-trigónido del m1 o M1/m1.

La fórmula antemolar de los abderítidos, y los problemas generales para el establecimiento de homologías, fueron discutidas anteriormente (capítulo II, 3.1); aquí se concluye que no es posible determinar su fórmula dentaria por lo que los caracteres 1, 3 y 4 no pueden ser considerados diagnósticos. Los Abderitidae tienen seis dientes antemolares, de los cuales aquellos de los que se puede establecer su homología son los i2-3 y el p3. Los tres dientes restantes son todos unirradiculados, de corona simplificada con forma de clavija; entre ellos el diente inmediatamente anterior al p3 (?p2) se conservó en sólo dos de los especímenes estudiados referidos a *A. crispus*; en uno de ellos (MPEF-PV 5847), la raíz presenta una constricción media que se puede interpretar como resultado de la fusión de las raíces, por lo que este diente podría corresponderse con un premolar, pero su *locus* es incierto.

El carácter 2, relacionado con la morfología mandibular fue discutido en la sección morfometría (capítulo IV, 3). Como puede verse en la Tabla 9.c fueron pocos los especímenes que pudieron ser comparados; entre ellos, existen mandíbulas relativamente altas y otras con una altura relativa comparable a la de los Palaeothentidae; por lo tanto, la altura mandibular no resulta de carácter diagnóstico para los representantes de esta familia.

Los restantes caracteres 5 a 10 fueron en parte discutidos en el capítulo II (punto 3.1) y en la descripción de los caracteres (capítulo V, 1.3; Car. 14, estructura del trigónido del m1, Car. 24 paracónido de los m2-3, Car. 38, forma de la entocrístida, Car. 40, diferencia de altura distal entre la entocrístida y la crístida oblicua, Car. 69 presencia o ausencia de lofos, Car. 64, presencia o ausencia de metacono, Car. 70 presencia o ausencia de cúspide parastilar en el M2). Los caracteres 5 y 11 están relacionados entre sí y vinculados a las modificaciones dentarias que condujeron a la adquisición de una morfología plagiaulacoidea. El m1 de los abderítidos tiene la forma de una estructura cortante debido al alineamiento del paracónido, protocónido y metacónido y a su compresión labiolingual. En la superficie oclusal el trigónido desarrolla un filo que presenta normalmente una serie de denticúlos que corresponden al punto de unión oclusal de las costillas labiales y linguales. La única especie que no presenta dichos denticúlos y costillas es *P. minusculus*, pero en las restantes características, el m1 coincide con la morfología general del m1 de la familia. En *Parabderites* por un lado y en *Abderites* y *Pitheculites*, por el otro, existen distintas piezas dentarias involucradas en el complejo cortante. En *Parabderites* la estructura cortante del trigónido del m1 es acompañada por la, también cortante, morfología del p3. El p3, en las especies de este género, es un diente alto cuya corona es comprimida labiolingualmente en el borde oclusal; de esta manera, existe un filo cortante continuo entre el trigónido del m1 y el p3 (fig. 10 F-G). Además, el p3 en *P. bicrispatus* presenta costillas laterales que recorren la corona desde la base hasta el borde oclusal. En *Abderites* y *Pitheculites*, en cambio, toda la estructura cortante de la dentición inferior está vinculada a la modificación del trigónido del m1, el cual es mucho más desarrollado que en *Parabderites*. El p3 en las especies de *Abderites* y *Pitheculites* es, a diferencia de *Parabderites*, sumamente reducido y no participa en la oclusión más que formando una suerte de soporte de la porción anterior del trigónido del m1; como en todos los Paucituberculata, el p3 presenta una particular relación con el trigónido del m1 (véase carácter 12 de este estudio, capítulo V, 1.3), pero en estos dos géneros la raíz anterior del m1 está modificada de tal manera que aloja al p3 en un surco anterolabial (Lam.13, C). En la dentición superior, el antagonista oclusal de los p3-m1 de *P. bicrispatus* y del trigónido del m1 de *Abderites* y *Pitheculites*, es el P3. Hasta este estudio se conocían escasos restos completos o dientes aislados de la dentición superior referibles a las especies de esta familia. Con las nuevas colecciones, principalmente aquellas correspondientes a materiales de Edad-mamífero Colhuehuapense, se ha podido reconstruir con mayor precisión la dentición superior de los distintos abderítidos. Es por eso que, actualmente se puede afirmar que en la dentición superior el P3 es el antagonista oclusal de los p3-m1 inferiores en *P. bicrispatus* y del trigónido del m1 en *Abderites* y *Pitheculites* (al menos en *P. minimus*). El P3, es en *P. bicrispatus*, mucho menos desarrollado que en *Abderites* y *P. minimus* donde es hipertrofiado (véase carácter 49 de

este estudio). Simpson (1933) definió la dentición del tipo plagiaulacoidea como aquella en la cual dos o más dientes inferiores están modificados en hojas comprimidas lateralmente, grandes y simples, con bordes cortantes aserrados. Las modificaciones plagiaulacoideas están presentes en distintos grupos de mamíferos: multituberculados Ptilodontoidea, primates extintos como los Plesiadapiformes Carpolestidae, Saxonellidae, Plesiadapidae y Micromomyidae, los marsupiales sudamericanos Polydolopidae y los australianos Phalangeridae y Burramidae. En todos los grupos mencionados los dientes modificados son premolares, en pocos casos (*e.g. Polydolops* y *Carpolestes*, véase Simpson 1933) el primer molar acompaña parcialmente, en la estructura cortante conjuntamente con el premolar inmediato anterior; en los Abderitidae en cambio, y como se discutió más arriba, existen dos complejos cortantes distintos, el de *Parabderites* por un lado y el de *Abderites* y *Pitheculites*, por el otro, involucrando, en el primer caso ambos dientes, y en el segundo sólo al m1.

El carácter 6 fue considerado en este estudio como presencia/ausencia de lofos (Car. 69) y resultó efectivamente una sinapomorfia de la familia. El carácter 7 fue incluido en esta filogenia (Car. 69) y no resultó una sinapomorfia para la familia; la ausencia de paracónido entre los Abderitidae es un rasgo compartido por *A. friasense* y *A. meridionalis*. El carácter 8 está relacionado con el 6. Los lofos están asociados a una disminución en la altura de las cúspides y en el consiguiente aspecto más pando de las cuencas del trigónido y talónido; sin embargo la característica mencionada por Marshall acerca del tamaño subigual del trigónido y talónido no se verificó en este estudio; más bien se observó que tanto en el m2 pero más marcadamente en el m3, el trigónido es más corto que el talónido (véase Análisis Morfométrico). En cuanto al carácter 9, la presencia de un metacono (“cónulo intermedio”) es un rasgo generalizado entre los Paucituberculata, sólo ausente en *Abderites* para el cual constituye un carácter derivado. Por último el carácter 10 fue discutido previamente (capítulo II, 3.1.2). Lo que fue interpretado por Marshall (1976, 1980) como M3 es aquí reinterpretado como M2. La presencia de una cúspide anterior a la StB (=paracono de Marshall) o cúspide parastilar en el M2, fue considerado como carácter en la filogenia realizada en este trabajo (carácter 70) y resultó una sinapomorfia de *Abderites* + *Pitheculites*.

Marshall (1980) reconoció dos tribus dentro de los Abderitinae: Parabderitini y Abderitini; la primera, monogénica, incluyó a *Parabderites* y la segunda a *Abderites* y *Pitheculites*. Debido al bajo soporte del clado *Parabderites* en la presente revisión no se creyó conveniente el mantenimiento de taxones de rango intermedio entre familia y género, aunque los resultados de esta filogenia no contradicen dicho arreglo taxonómico. Los Abderitini fueron diagnosticados (Marshall, 1980) por los siguientes caracteres: (1) rama mandibular corta y alta; (2) p2 no separado del p3 por una diastema; (3) p3 unirradicado, estiliforme y ubicado en una muesca en el borde anterobasal del m1; (4) hoja cortante del m1 más especializada que en los Parabderitini con tres a seis dentículos apicales y las correspondientes crestas labiales y linguales, talónido muy reducido pero acuencado con el costado lingual cerrado por un entocónido prominente y comprimido anteroposteriormente; (5) m2-4 proporcionalmente más cortos y amplios que en los Parabderitini, trigónidos y talónidos pobremente diferenciados en los dientes con desgaste; (6) m3 levemente más pequeño que el m2 y de forma y

estructura similar; (7) M1 con forma de hoja cortante, con el borde anterior aserrado; (8) M2-4 con dos cúspides labiales diferenciadas y dos cúspides linguales más bajas; (9) presencia de una cúspula anterior al paracono del M3 y (10) M1/trigónido del m1 sectoriales.

El carácter 1 fue discutido en la sección morfometría y más arriba en la diagnosis de la familia. En este trabajo no se ha corroborado que los Abderitidae y en particular *Abderites* y *Pitheculites*, presenten mandíbulas proporcionalmente altas y cortas en relación a la seire dentaria.

En relación al carácter 2 la presencia de diastema en la dentición antemolar de *Abderites* se verificó en *A. meridionalis* ubicándose por delante del diente inmediato anterior al p3 (?p2); *A. crispus* carece de diastema y se desconoce el estado de este carácter en *A. friasense*. En *Pitheculites* sólo se conoce la región mandibular anterior al m1 en *P. minimus* donde la dentición es continua. La ausencia de diastema inmediatamente por delante del p3, es un rasgo común a la gran mayoría de los paucituberculata. Por lo tanto la ausencia de diastema por delante del p3 no es un rasgo diagnóstico para estos dos géneros.

Los caracteres 3 y 9 fueron discutidos en la sección resultados: un p3 reducido y la presencia de una cúspide parastilar en el M2 constituyen rasgos derivados compartidos por *Abderites* + *Pitheculites*. En particular, el carácter 9 fue considerado por Marshall (1980) también diagnóstico de los Abderitinae (un grupo más inclusivo), fue discutido más arriba.

Los caracteres 4, 7 y 10 están relacionados entre sí. Las características de las estructuras cortantes en los géneros *Parabderites*, *Abderites* y *Pitheculites* fueron discutidas más arriba. Acá solamente vale aclarar que las costillas laterales son más fuertes en *P. bicrispatus* que en los restantes géneros (en *P. minusculus* están levemente insinuadas); existe una cantidad variable de crestas en las especies de *Abderites* y *Pitheculites*. Además, acerca de las características señaladas del entocónido (comprimido anteroposteriormente) de este estudio surge que el entocónido en los tres géneros presenta básicamente la misma morfología y que su compresión es, como en todos los Paucituberculata, labiolingual.

Finalmente, el carácter 8 fue discutido en la sección homologías dentarias; aquí se interpreta a las cúspides labiales de los M1-4 como StB la anterior y StC+D a la posterior, como lo señaló Marshall (1980:47) ambas cúspides están comprimidas labiolingualmente formando una cresta continua anteroposterior, pero esta morfología está presente en la gran mayoría de los Paucituberculata (véase en las fig 12-13, distribución del carácter 63).

#### 1.3.6.1 *Abderites* Ameghino, 1887

*Abderites* Ameghino, 1887, pág. 5; 1889, pág. 269.

**Especie tipo.** *Abderites meridionalis* Ameghino, 1887.

**Especies incluidas.** La especie tipo, *Abderites crispus* Ameghino, 1902c y *Abderites araucanianus* sp. nov.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno. Sur de Chile y Argentina.

Ameghino (1899a) mencionó la existencia de restos indeterminados de *Abderites* provenientes de la “formación patagónica del Deseado y del lago Musters” (Ameghino 1899a:7). Sin embargo, en las colecciones del MACN, donde deberían estar alojados dichos materiales, no se encontraron ejemplares referibles a este taxón y con la procedencia mencionada.

**Diagnosis revisada.** *Abderites* se diferencia de los restantes géneros de la familia por la siguiente combinación de caracteres: (1) ausencia de metacono en los M1-2, (2) p3 reducido, (3) crístida oblicua con el borde oclusal agudo, (4) hipocónido no comprimido anteroposteriormente, (5) extremo anterior del dentario proyectado dorsalmente, (6) ausencia de cúspide anterobasal del p3, (7) P3 hipertrofiado, (8) presencia de costillas labiales en el P3, (9) presencia de cúspide parastilar en el M2, (10) cingulo anterior del M1 largo y ancho con su extremo lingual ubicado en la superficie oclusal del molar, (11) raíz anterolabial del M1 comprimida anteroposteriormente y (12) serie m1-4 muy oblicuamente orientada respecto de la antemolar.

#### **Comentarios.**

Entre 1887 y 1902 Ameghino nominó ocho especies para *Abderites*: *A. meridionalis*, *A. crasignathus*, *A. serratus*, *A. crassiramis*, *A. tenuissimus*, *A. altiramis*, *A. crispus* y *A. crispulus*. Al igual que lo hizo Marshall (1976, 1980) aquí se consideró que *A. meridionalis*, *A. crasignathus*, *A. serratus*, *A. crassiramis* por un lado y *A. crispus* y *A. crispulus* por el otro, son sinónimas. De las especies originales de Ameghino, *A. altiramis* (Ameghino, 1894, pág. 340) no resultó ser un Paucituberculata; su ejemplar tipo y único referido, MACN 8250, consiste en un fragmento mandibular con molares fragmentarios referibles a *Sipalocyon*, un representante de los esparasodontes Hathlyacynidae (Marshall, 1976). Por último, quedó sin resolver el estatus taxonómico de *A. tenuissimus* (Ameghino, 1891b, 1894, pág. 340). Esta especie procedente de niveles santacrucenses, había sido diagnosticada en comparación con *A. meridionalis* señalándose como sus principales rasgos diagnósticos el pequeño tamaño, la gran cantidad de crestas laterales en la corona del m1 y el p3 reducido. Los materiales tipo y referido (MACN 5543 y MACN 5544, respectivamente) no pudieron ser ubicados en las colecciones del MACN por Marshall (1976) ni durante esta trabajo de revisión. La especie no fue figurada por Ameghino en la publicación original ni en ninguna posterior, por lo que en este estudio *A. tenuissimus* es considerada *nomen dubium*.

Ameghino (1894) había caracterizado a *Abderites* señalando varios rasgos de la anatomía craneana, entre ellos, la presencia de un rostro truncado por delante del P3, maxilares muy altos, fosa nasal muy ancha y órbitas de gran tamaño. La descripción realizada, tanto de la dentición como de las características craneanas, parecen estar basadas en un ejemplar que actualmente no existe en las colecciones del MACN, ni en las antiguas colecciones del MLP. El único ejemplar a partir del cual se pueden inferir varios de los rasgos mencionados por Ameghino es el MLP 83-III-1-200 referido a *A. crispus* y que pertenece a colecciones relativamente recientes del MLP. Dicho ejemplar es descrito



más abajo. Entre los rasgos característicos de la dentición de *Abderites*, Ameghino señaló que los dientes hipertrofiados y cortantes eran el P3 y m1, una propuesta de homologías que actualmente se mantiene y que difiere de la dada por Marshall (1976) –véase capítulo II, 3.1.2-.

En principio, Ameghino había señalado las semejanzas que encontraba entre este abderítido y algunos géneros actualmente considerados multituberculados; por ejemplo, con *Ptilodus* la reducción y posición del p3 respecto del m1 (=p3-p4) y con *Microlestes*, la morfología general de los molares, con presencia de múltiples cúspides. Estas similitudes, más la supuesta homología del diente inferior hipertrofiado y cortante de *Abderites*, multituberculados y marsupiales australianos, hizo que originalmente Ameghino (1889) considerara a *Abderites* más cercanamente emparentado con ellos que con los Epanorthidae (=Palaeothentidae). Posteriormente (Ameghino, 1894), la mayor afinidad de *Abderites*, y por consiguiente de los Abderitidae, con los Epanorthidae y Garzonidae (=Caenolestidae) quedó expresada en la reunión de estas familias en los Paucituberculata (véase Introducción, 1.1).

Como se demostró en la filogenia que se presentó en este trabajo, *Abderites* se encuentra más cercanamente emparentado a *Pitheculites* que a *Parabderites*. Comparte con *Pitheculites* numerosos caracteres derivados, muchos relacionados a la adquisición de un complejo cortante distinto al presente en *Parabderites*. Las modificaciones en los m1-p3 y P3 incluyen la gran reducción del p3, el gran tamaño del trigónido del m1, el cual es además es comprimido lateralmente y porta numerosas cúspulas y crestas laterales, y el gran tamaño del P3, también comprimido lateralmente y con crestas labiales y linguales en su mitad anterior (caracteres diagnósticos 2, 6, 7 y 8). Otros rasgos derivados compartidos entre *Abderites* y *Pitheculites* son los caracteres 9, 10 y 11 de la presente diagnosis de *Abderites*. La forma mandibular es también distinta en estos dos géneros que en *Parabderites*. La rama mandibular en *Parabderites* es más alargada y la máxima altura ocurre en el límite p3-m1. En *Abderites* y *Pitheculites*, en cambio, la mandíbula es más robusta, corta y alta y no se produce un marcado aumento en altura en el límite p3-m1. Las regiones antemolares también son distintas; en *Parabderites* la región anterior al p3 es alargada, existe un diastema por delante del p3 y está orientada de manera subhorizontal. En *Abderites*, el área por delante del m1 es sólo algo alargada en *A. meridionalis* y *A. araucaniamus* donde existe un pequeño diastema entre el p2 y el diente inmediatamente anterior a éste; en *A. crispus* y *Pitheculites* no existe diastema entre el p3 y el i2 y toda la serie entre estos dientes es continua. En *Abderites* al igual que en *Pitheculites*, la porción mandibular anterior se encuentra dirigida hacia arriba (carácter diagnóstico 5), por lo que su borde ventral no es subhorizontal como ocurre en *Parabderites* (cf. fig. 11 A-B y 11 E-F). Adicionalmente, en la cara lingual se puede ver que la sínfisis es ancha en sentido dorsoventral, y ocupa buena parte de la cara lingual anterior de la mandíbula. Por el contrario en *Parabderites*, la sínfisis es alargada anteposteriormente y no es particularmente alta. En vista dorsal se puede ver que en *Pitheculites*, pero más marcadamente en *Abderites*, la serie i3-p3 es curva con la concavidad labial, mientras que en *Parabderites*, en cambio, es más bien recta siguiendo la misma orientación que la serie molar (cf. fig. B Lam. 13 y fig. E, Lam. 15). La ubicación oblicua de la serie dentaria p3-m4 respecto del eje principal del dentario (carácter diagnóstico 12) ya había sido mencionada por Ameghino (1889) como

un rasgo propio de *Abderites meridionalis* y por Marshall (1976) para *Abderites*. La ausencia de metacono en los molares superiores es el único rasgo derivado del género (carácter diagnóstico 1). Adicionalmente, *Abderites* se diferencia de *Pitheculites* por la forma aguda de la crístida oblicua y la ausencia de compresión anteroposterior del hipocónido en los m2-3 (caracteres diagnósticos 3 y 4). Además de la orientación de las series dentarias, otros dos caracteres pertenecen a la diagnosis de este género dada por Marshall (1976): reducción del p3 e hipertrofia del P3 (=M1 de Marshall).

El registro temporal de *Abderites* es relativamente amplio, extendiéndose entre la Edad-mamífero Colhuehuapense y el “Colloncurense”. A diferencia del género afín *Pitheculites*, su distribución geográfica está restringida a sólo la zona sur del continente. Hasta el momento se han recuperado restos referibles a este género en Patagonia (Pcias. de Neuquén, Chubut y Santa Cruz) y en Chile en latitudes equivalentes a las de la Pcia. de Neuquén (localidades “Colloncurenses” del Neuquén).

### 1.3.6.1.a

*Abderites meridionalis* Ameghino, 1887

*Abderites meridionalis* Ameghino, 1887, pág. 5; 1889 pág. 269 lam. I figs. 6-8; 1890, figs.1-3; 1894 pág. 339, fig. 31; 1898, pág. 186, figs. 49 I y II; 1902a, pág. 222; 1903 fig. 64, 78, 105 y 107; 1904a, pág. 44 fig. 29; 1928 fig. 6-8; Kraglievich 1953, pág. 52, fig. 5H y B; Marshall 1976, p.64, fig. 4-6; Marshall 1980, p. 49, fig. 11.

*Abderites crasignathus* Ameghino, 1891a, pág. 248.

*Abderites serratus* Ameghino, 1891a, pág. 248; 1894 pág. 340; 1898, pág. 186.

*Abderites crassiramis* Ameghino, 1893, pág. 80 fig. 4; 1894, pág. 339, fig. 30; 1898, pág. 186, fig. 49III; 1903 fig. 4 y fig. 39.

*Abderites crassignathus* Sinclair 1906, p. 439, fig. LXIV 3 y 3a; Kraglievich 1953, pág. 52, fig. 5 A y G.

Tipo de *Abderites meridionalis* MACN 12, rama mandibular derecha con m1-3 y alvéolos del m4.

Tipo de *Abderites crasignathus* MACN 2037, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 3 alvéolos simples (rama mandibular rota en su porción más distal), ?p2 y p3-m4 enteros (Marshall 1976, fig. 4; Marshall 1980, fig. 11).

Tipo de *Abderites serratus* MACN 13, fragmento mandibular izquierdo con 2 alvéolos simples (rama mandibular rota en su porción más distal) p3-m1 enteros.

**Hipodigma.** MACN 2031, fragmento mandibular izquierdo con talónido de m1 y m2 entero; MACN 2032, fragmento mandibular derecho con raíz posterior del m1, m2-4 muy gastados; MACN 2033,

fragmento mandibular derecho con alvéolo posterior del m1 y m2-4 enteros; MACN 2034, fragmento mandibular derecho con m1-3 y alvéolo anterior del m4; MACN 2035, fragmento de maxilar izquierdo con P3-M1 y fragmento de M2; MACN 2036, fragmento de maxilar derecho con P3, alvéolos de los M1-3 y alvéolo anterior del M4 (Marshall 1976, fig. 5); MACN 5538, fragmento de maxilar izquierdo con M1-2 (Marshall 1976, fig. 6); MACN 5542, fragmento mandibular izquierdo con m1-4; MACN 5541, fragmento mandibular izquierdo con p3-m4; MACN 8248, fragmento mandibular izquierdo con porción basal del i2, dos alvéolos simples, un diente, un alvéolo, p3-m3 enteros y alvéolos del m4; MACN 11649, fragmento mandibular izquierdo con m3-4; MACN 11650, fragmento mandibular izquierdo con m1, alvéolos del m2 y m3-4 enteros; MACN 11651, fragmento mandibular derecho con p3-m4; MACN-SC 409, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 411, rama mandibular izquierda con rpm1, m2-3 y am4; MACN-SC 413, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 423, rama mandibular derecha con m2-3 y am4; MACN-SC 424, rama mandibular derecha con m2-3 y rm4; MACN-SC 425, rama mandibular izquierda con talónido de m2, m3 y am4; MACN-SC 428, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 435, rama mandibular derecha con am1 y m2-3; MACN-SC 436, rama mandibular izquierda con 3as, rp3, talónido del m1, m2 y am3; MACN-SC 438, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 442, rama mandibular izquierda con ?p2, p3-m1; MACN-SC 447, rama mandibular derecha con m2-3 y am4; MACN-SC 448, rama mandibular izquierda con apm1, m2 y am3; MACN-SC 453, rama mandibular derecha con m2-3; MACN-SC 504, m3 derecho; MACN-SC 506, rama mandibular derecha con m1; MACN-SC 536, m1 derecho; MACN-SC 539, rama mandibular izquierda con m2-3 y am4; MACN-SC 541, m2 derecho; MACN-SC 542, m2 derecho; MACN-SC 551, rama mandibular derecha con m1-3, am4; MACN-SC 552, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 2as, diastema, 1as, p3-m3, am4; MACN-SC 553, rama mandibular izquierda con ai2, 1as, diastema, 1as, p3-m3, am4; MACN-SC 554, rama mandibular derecha con porción basal del i2, 2as, diastema, 1as, rp3 y m1-2; MACN-SC 557, rama mandibular izquierda con ai2, 1as, diastema, 1as, ap3 y m1-2; MACN-SC 562, rama mandibular izquierda con ai2, 1as, diastema, 1as, ap3 y m1; MACN-SC 563, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 1as, diastema, 1as, p3-m1; MACN-SC 564, rama mandibular izquierda con m1-3; MACN-SC 566, rama mandibular izquierda con m2-3 y am4; MACN-SC 565, rama mandibular derecha con m1-2, am3-4; MACN-SC 567, rama mandibular izquierda con m1, aam2; MACN-SC 568, rama mandibular izquierda con m2-3, am4; MACN-SC 572, rama mandibular derecha con m2; MACN-SC 573, rama mandibular derecha con m2 y aam3; MACN-SC 574, rama mandibular derecha con m2 y am3; MACN-SC 575, rama mandibular derecha con m1-2, am3-4; MACN-SC 583, rama mandibular derecha con m2 y am3-4; MACN-SC 637, rama mandibular derecha con m2 y am3; MACN-SC 642, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 646, rama mandibular derecha con ?p2, p3-m3, am4; MACN-SC 647, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 4as, p3, am1, m2-3 y am4; MACN-SC 649, rama mandibular derecha con rm1, talónido de m2 y m3; MACN-SC 650, rama mandibular izquierda con m2-3 y am4; MACN-SC 651, rama mandibular derecha con m2, am3 y am4; MACN-SC 652, m1 izquierdo; MACN-SC 653, rama mandibular izquierda con m2-3,

am4; MACN-SC 654, rama mandibular izquierda con m3 y am4; MACN-SC 655, rama mandibular izquierda con m2-3 y am4; MACN-SC 656, rama mandibular derecha con m2 y am3-4; MACN-SC 658, fragmento de rama mandibular izquierda con m1; MACN-SC 661, fragmento de m1 izquierdo; MACN-SC 662, m1 izquierdo; MACN-SC 663, m3 izquierdo; MACN-SC 683, rama mandibular izquierda con m2-3; MACN-SC 692, rama mandibular derecha con m2-3 y am4; MACN-SC 753, m1 izquierdo; MACN-SC 756, m1 derecho; MACN-SC 767, m1 derecho; MACN-SC 701, rama mandibular izquierda con m1-2 y am3-4; MACN-SC 707, rama mandibular izquierda con m2-3 y am4; MACN-SC 739, rama mandibular izquierda con m2-3 y am4; MACN-SC 741, rama mandibular derecha con m2-3 y am4; MACN-SC 744, rama mandibular izquierda con apm1, m2-3 y am4; MACN-SC 747, rama mandibular derecha con apm1, m2-3 y am4; MACN-SC 748, rama mandibular izquierda con am2, m3 y am4; MACN-SC 754, rama mandibular derecha con m2 y am3; MACN-SC 769, rama mandibular derecha con apm1, m2-3 y am4; MACN-SC 771, m1 izquierdo; MACN-SC 808, rama mandibular derecha con m2-3 y am4; MACN-SC 852, rama mandibular derecha con m2-3 y am4; MACN-SC 856, rama mandibular derecha con m2-3 y am4; MACN-SC 862, rama mandibular derecha con apm1, m2-3 y am4; MACN-SC 863, rama mandibular derecha con m2-4; MACN-SC 864, rama mandibular izquierda con m2-3; MACN-SC 878, rama mandibular derecha con m2 y am3; MACN-SC 888, rama mandibular derecha con m2-3 y am4; MACN-SC 889, rama mandibular izquierda con m2-3 y am4; MACN-SC 939, rama mandibular izquierda con m1 y am2; MACN-SC 936, rama mandibular derecha con m1-2; MACN-SC 994, rama mandibular izquierda con apm1, m2-3 y am4; MACN-SC 996, rama mandibular izquierda con m2-3 y am4; MACN-SC 1124, rama mandibular derecha con rm1, m2 y am3-4; MACN-SC 1125, rama mandibular izquierda con m2-4; MACN-SC 1127, m1 derecho; MACN-SC 1128, m2 izquierdo; MACN-SC 1129, P3 izquierdo; MACN-SC 1130, P3 derecho; MLP 11-74, rama mandibular derecha con m1 y am2; MLP 11-109, rama mandibular derecha con m1-2; MLP 11-133, rama mandibular izquierda con talónido de m1, m2-3 y am4; MLP 55-XII-13-145, rama mandibular derecha con i2, 4as, p3-m1; MLP 55-XII-13-144, rama mandibular derecha con m2, am3-4; MLP 68-I-17-205, rama mandibular derecha con rm1, rm2 y am3-4 (Marshall y Pascual, 1977, fig. 7 a-c); MLP 68-I-17-210, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 3as, rp3-m2, am3; MLP 84-III-8-5, fragmento mandibular derecho con alvéolo del i2, un alvéolo simple, p3-m2, raíz anterior del m3 y alvéolos parcialmente preservados del m4; MLP 84-III-8-6, fragmento mandibular derecho con talónido de m1 y m2-4 completos; MLP 91-IX-1-48c, M1 derecho aislado; MLP 91-IX-1-47a, M2 derecho aislado; MLP 91-IX-1-159, M3 derecho; MLP 91-IX-1-41c, rama mandibular derecha con m1 y alvéolos del m2; MLP 91-IX-1-47d, m2 derecho aislado; MLP 91-IX-1-41b, m2 derecho aislado; MLP 91-IX-1-177, m2 izquierdo aislado; MLP 91-IX-1-47b, m3 izquierdo aislado; MLP 91-IX-1-110, rama mandibular derecha con m1, 3 as y rp3; MLP 91-IX-20-13, rama mandibular derecha con m2, am1, am3-4; MLP 91-IX-1-111, rama mandibular izquierda con fragmento de m2; MLP 91-IX-1-39d, maxilar izquierdo con fragmento de M1; MPEF-PV 4103, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4104, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4105, M2 derecho aislado, con protocono parcialmente preservado; MSC 4, fragmento mandibular izquierdo

con ?ap2 y p3-m2 enteros; MSC 5, fragmento mandibular izquierdo con m1-2 y alvéolos del m3; MSC 6, Fragmento mandibular izquierdo con alvéolos del m1, m2 entero y alvéolos de los m3-4; MSC 7, m1 derecho aislado; MSC 8, fragmento mandibular derecho con alvéolos del m3 y m4 entero; MSC 9, fragmento mandibular derecho con alvéolo del p3 y m1 entero; MSC 10, P3 izquierdo aislado; MSC 11, P3 derecho aislado, MSC 13, m1 izquierdo aislado, MSC 14, m1 derecho aislado y PU 15079, madíbula izquierda con 2as, p3-m3 y am4.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano-Medio. Los ejemplares MACN fueron colectados por Carlos Ameghino en las Barrancas del río Santa Cruz (Ameghino, 1887, 1889) piso santacruceño (Ameghino, 1898). Los MLP 11-74, MLP 11-109, MLP 11-133, MLP 55-XII-13-145 y MLP 55-XII-13-144 tienen por procedencia el “Santacruceño”. Los MLP 68-I-17-205 y MLP 68-I-17-210, tienen como procedencia el “Notohippidiense”, localidad de **Cerro Centinela** y fueron colectados por R. Pascual y Odreman; los MLP 84-III-8-5 y MLP 84-III-8-6 proceden del “Astrapothericulense” de Ea. La Bajada (Este del **Lago Cardiel**) y fueron colectados por Carlini-Tambussi. Los ejemplares que se detallan a continuación fueron colectados por Bown y Fleagle. Localidad de **Cerro de los Monos**: MACN-SC 566, MACN-SC 583, MACN-SC 572, MACN-SC 574, MACN-SC 568, MACN-SC 573, MACN-SC 553, MACN-SC 562, MACN-SC 557, MACN-SC 552, MACN-SC 551, MACN-SC 554, MACN-SC 563, MACN-SC 567, MACN-SC 564, MACN-SC 565, MACN-SC 575; MSC 4 a MSC 11. **Cauce Seco**: MACN-SC 662, MACN-SC 663, MACN-SC 649, MACN-SC 652, m1 izquierdo; MACN-SC 647, MACN-SC 646, MACN-SC 658, MACN-SC 661, MACN-SC 642, MACN-SC 653, MACN-SC 651, MACN-SC 651, MACN-SC 654, MACN-SC 655, MACN-SC 656. **Los Toldos** (cerca del casco): MACN-SC 536, MACN-SC 637, MACN-SC 539, MACN-SC 541, MACN-SC 542. **Ea. El Carmen**: MACN-SC 1130, MACN-SC 1129, MACN-SC 1128, MACN-SC 1125, MACN-SC 1124, MACN-SC 1127. **Loma de la Lluvia**: MACN-SC 701, MACN-SC 707, MACN-SC 692, MACN-SC 683. **Loma de las Ranas**: MACN-SC 739, MACN-SC 769, MACN-SC 741, MACN-SC 747, MACN-SC 754, MACN-SC 744, MACN-SC 748, MACN-SC 771, MACN-SC 767, MACN-SC 756, MACN-SC 753. **Portezuelo Sumich Norte**: MACN MACN-SC 939, MACN-SC 936, MACN-SC 994, MACN-SC 862, MACN-SC 889, MACN-SC 996, MACN-SC 878, MACN-SC 888, MACN-SC 863, MACN-SC 864, MACN-SC 856, MACN-SC 808, MACN-SC 852, MSC 13 y MSC 14. **Portezuelo Sumich Sur**: MACN-SC 409, MACN-SC 411, MACN-SC 413, MACN-SC 423, MACN-SC 424, MACN-SC 435, MACN-SC 425, MACN-SC 428, MACN-SC 504, MACN-SC 447, MACN-SC 448, MACN-SC 453, MACN-SC 436, MACN-SC 438, MACN-SC 442, MACN-SC 506. Todas las localidades mencionadas hasta aquí se ubican en la Pcia. de Santa Cruz. De la localidad **Cañadón del Tordillo** en la Pcia. de Neuquén proceden los ejemplares colectados en campañas realizadas por el MLP y Duke: MLP 91-IX-1-48c, MLP 91-IX-1-47a, MLP 91-IX-1-159, MLP 91-IX-1-41c, MLP 91-IX-1-47d, MLP 91-IX-1-41b, MLP 91-IX-1-177, MLP 91-IX-1-47b, MLP 91-IX-1-110, MLP 91-IX-20-13, MLP 91-IX-1-111 y MLP 91-IX-1-39d y de la localidad de **Gran Barranca** los MPEF-PV 4103, MPEF-PV 4104 y MPEF-PV 4105.

**Medidas.** Tablas 22 y 23.

**Diagnosis revisada.** *Abderites meridionalis* se diferencia de *A. crispus* por presentar un diastema por delante del ?p2, ausencia de crestas posteriores y anterior del p3, menor tamaño relativo del m1, ausencia de paracónido en el m2, hipocónido del m1 más robusto y saliente labialmente, trigónidos de los m2-3 proporcionalmente más largos y con protocónidos más robustos, metacónido de los m2-3 menos adelantado, P3 proporcionalmente más pequeño y los M1-2 con los protoconos menos salientes y los metacónulos más desarrollados; se diferencia de *A. araucanianus* por su menor tamaño y robustez, menor ancho proporcional del trigónido del m3 y mayor diferencia de tamaños m2-3.

### **Comentarios**

*Abderites meridionalis* fue la primer especie de Paucituberculata descrita por Ameghino (1887). Años después, Ameghino (1891a) dió a conocer dos nuevas especies para *Abderites*: *A. crasignathus* y *A. serratus*. Ambas especies fueron caracterizadas en relación a *A. meridionalis*; la primera de ellas por ser de tamaño algo mayor, tener mandíbula más robusta y el “p4” (=m1 de este trabajo) más oblicuamente orientado; la segunda, por presentar un número mayor de crestas laterales en el trigónido del m1. En este trabajo se juzgó que las diferencias mencionadas son la expresión de la variabilidad intraespecífica de *A. meridionalis*. Todos estos rasgos constituyen diferencias menores entre *A. meridionalis* y los holotipos correspondientes de *A. crasignathus* y *A. serratus*. La cantidad de crestas laterales labiales en el trigónido del m1 puede ser cinco o seis crestas; algunos ejemplares, como el tipo de *A. meridionalis*, presenta el mismo patrón que *A. crispus* (cinco labiales y cinco linguales), otros como el tipo de *A. serratus* y el MACN 11650 presentan seis crestas labiales y cinco linguales. Otro carácter que es variable es el tamaño; existen algunos individuos proporcionalmente pequeños (tipo de *A. meridionalis*, MACN 2033 y 2034) y otros más grandes (tipo de *A. crassignathus*, MACN 11650 y MACN 11651).

La sinonimia entre *Abderites meridionalis* y *A. crispus* fue propuesta por Dumont *et al.* (2000) y seguida por Ortiz Jaureguizar (2003), una discusión al respecto de brinda en los comentarios sobre *Abderites crispus*.

En comparación con *A. crispus*, *A. meridionalis* presenta una porción antemolar más alargada; no solo los alvéolos de los dientes antemolares se encuentran alargados, sino que, además, existe un diastema por delante del diente inmediato anterior al p3. El largo de la serie p3-m4, en cambio, es aproximadamente el mismo en *A. crispus* y *A. meridionalis*, lo que existen son diferencias de proporciones entre los largos de los molares. En *A. meridionalis*, al igual que en *A. araucanianus*, el m1 es proporcionalmente pequeño en relación al m2; del mismo modo el P3 lo es respecto del M1. El pequeño tamaño del m1 de *A. meridionalis* en comparación con el de *A. crispus* fue considerado por Marshall (1976) un rasgo diagnóstico de *A. meridionalis*.

Otros caracteres que diferencian a *A. meridionalis* de *A. crispus* (y a la vez son compartidos con *A. araucanianus*) están relacionados a la forma del p3 y de los m1-3. En el p3 de *A. meridionalis* no se diferencian ningún tipo de crestas; en *A. crispus*, en cambio, el p3 presenta crestas posterolaterales y anterior. En el m1 de *A. meridionalis* la cuenca del talónido es más amplia, la posterístida forma un lofo más pronunciado y posteriormente queda delimitada una plataforma más amplia. El hipocónido es más robusto y saliente labialmente. La cantidad de crestas labiales y linguales en el trigónido, parece ser menos constante que en *A. crispus*. Además de la relación de tamaños entre el m1 y m2, otras diferencias están relacionadas a distintas estructuras del trigónido del m2: mayor tamaño del protocónido, el menor adelantamiento del metacónido respecto del protocónido, mayor largo del trigónido y mayor separación labiolingual de las esquinas anterolabial y anterolingual. Debido a esta conformación del trigónido, la postparacristida y la protocristida presentan aproximadamente el mismo largo y orientación por lo que el trigónido en *A. meridionalis* es, en vista oclusal, más cuadrangular que en *A. crispus*. Otro rasgo en el que difiere de *A. crispus*, y que constituye un carácter derivado compartido con *A. araucanianus*, es la ausencia de paracónido en el m2. Todos estos rasgos del trigónido del m2 que se han detallado son compartidos con *A. araucanianus*. *A. meridionalis*, se diferencia de *A. araucanianus*, en el desarrollo menor del protocónido. El m3 de *A. meridionalis* se diferencia relativamente poco del de *A. crispus*; las diferencias están, al igual que en el m2, relacionadas a la forma del trigónido: el metacónido está menos adelantado, el trigónido es más largo y el protocónido es más robusto.

En cuanto a la dentición superior, *A. meridionalis* tiene, a diferencia de *A. crispus*, un P3 mucho más chico en tamaño total y M1-2 proporcionalmente más grandes, repitiendo lo que ocurre, de manera complementaria, con los m1-2 inferiores. La raíz anterior del P3 es proporcionalmente más pequeña que en *A. crispus* (*A. meridionalis* presenta una mayor diferencia de tamaños entre las raíces). Los M1-2 se diferencian, además de por el mayor tamaño proporcional respecto del P3, por su tamaño total respecto de los mismos dientes de *A. crispus*. Adicionalmente, el M1 presenta una menor diferencia de altura entre las estilares (en *A. crispus* la StB es mucho más alta que la StC+D), las crestas posterior de la StB y anterior de la StC+D no forman una “v” sino que en conjunto son paralelas al eje anteroposterior del molar, en los M1-2 los cíngulos anteriores son proporcionalmente más desarrollados y, en el M2, remata labialmente en la cúspide parastilar; esta última presenta un menor desarrollo que en *A. crispus*. El M2 tiene una mayor diferencia en anchos, su mitad anterior es mucho más ancha que la posterior y labialmente desarrolla un flexo suave a diferencia de *A. crispus* donde el margen labial de este molar es más bien recto. Otros rasgos distintivos de *A. meridionalis* respecto de *A. crispus* son la mayor saliencia del metacónulo y el menor tamaño proporcional del protocono. Más allá de la dentición, y algunos aspectos de la mandíbula (e.g. presencia-ausencia de diastema), el único rasgo craneano comparable entre *A. meridionalis* y *A. crispus* es el tamaño del foramen infraorbitario. Comparando el MACN 2036, referido a *A. meridionalis*, y el Ar 99-437b, referido *A. crispus*, se puede ver la gran diferencia en tamaños de este foramen, grande en *A. meridionalis* y más reducido en *A. crispus*.

*A. meridionalis* presenta una más amplia distribución geográfica y temporal respecto de las restantes especies del género. Su rango geográfico abarca numerosas localidades de la Pcia. de Santa Cruz y Neuquén y el temporal se extiende entre el “Pinturense” y el “Colloncurense”.

#### 1.3.6.1.b

*Abderites crispus* Ameghino, 1902c

Lám. 13, figs. A-J

*Abderites crispus* Ameghino 1902a, pág. 77, *nomen nudum*; 1902c, pág. 120; Marshall 1976, p.60 fig. 2 y 3; Marshall 1980, p. 47.

*Abderites crispulus* Ameghino, 1902c, pág. 120; Kraglievich 1953, pág. 52, fig. 5F.

Tipo de *Abderites crispus* MACN A 52-39, fragmento mandibular derecho con porción posterior del alvéolo del i2, 2 alvéolos simples (roto por delante), p3-m3 y alvéolo anterior del m4.

Tipo de *Abderites crispulus* MACN A 52-36, mandíbula derecha con porción basal del i2, 4 alvéolos simples, p3-m2 enteros y alvéolos de los m3-4.

**Hipodigma.** Los especímenes tipo y los MACN 52-40, fragmento mandibular izquierdo con alvéolo del p3, m1-2 enteros y alvéolo anterior del m3; MACN 52-41, P3 derecho aislado (Marshall 1976, fig. 2); MACN 52-42, m1 izquierdo aislado; MACN 52-48, fragmento de maxilar izquierdo con alvéolo posterior del P3, alvéolos del M1 y M2-3 enteros; MLP 66-V-8-47, fragmento mandibular derecho con m2-4; MLP 61-IX-11-281, m1 derecho aislado; MLP 77-VI-13-3, fragmento mandibular izquierdo con alvéolo del i2, 3 alvéolos simples, p3-m1 enteros; MLP 77-VI-13-11, P3 izquierdo aislado; MLP 77-VI-13-12, m1 izquierdo aislado; MLP 77-VI-13-18, fragmento mandibular izquierdo con m2-3 y alvéolos del m4; MLP 82-V-2-87, fragmento de m1 derecho; MLP 82-V-2-110, fragmento mandibular derecho con porción basal del i2, cuatro alvéolos simples, p3 entero, talónido del m1, m2 entero y alvéolos anterior del m3; MLP 82-V-2-112, fragmento mandibular derecho con alvéolos del m2, m3 entero y alvéolos del m4; MLP 82-V-2-117, m1 izquierdo; MLP 83-III-1-200, paladar parcialmente preservado con P3-M3 izquierdos y alvéolos del M4 y P3-M3 derechos y alvéolos del M4; MLP 85-VII-3-21, m2 derecho aislado; MLP 92-X-10-9, fragmento mandibular izquierdo con alvéolo del i2, 4 alvéolos simples, p3-m3 y alvéolos del m4; MLP 93-XI-23-9, fragmento mandibular derecho con talónido de m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MMP 133, fragmento de maxilar derecho con M1-3 (Marshall, 1976, fig. 3); MPEF-PV 552, fragmento mandibular derecho con los alvéolos de los m2-4; MPEF-PV 554, fragmento mandibular derecho con m1-2 y alvéolos de los m3-4; MPEF-PV 3927, fragmento de m1 izquierdo; MPEF-PV 3928, fragmento de m1 derecho; MPEF-PV 3929, m2 derecho; MPEF-PV 3930, m3 izquierdo; MPEF-PV 3931, m3 derecho; MPEF-PV 3932, m4 derecho; MPEF-PV 3933, m4 izquierdo; MPEF-PV 3934, m3 derecho; MPEF-PV 3935, m3 izquierdo; MPEF-PV



3936, fragmento de m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3937, fragmento de m1 izquierdo; MPEF-PV 3938, M1 derecho aislado; MPEF-PV 3939, M1 derecho aislado; MPEF-PV 3941, M2 derecho aislado; MPEF-PV 3943, fragmento de M2 derecho aislado; MPEF-PV 3944, M3 izquierdo; MPEF-PV 3946, p3 derecho aislado; MPEF-PV 3984, fragmento mandibular izquierdo con talónido de m1, m2 entero y alvéolos del m3; MPEF-PV 4009, M3 derecho; MPEF-PV 4010, m3 derecho; MPEF-PV 4024, fragmento mandibular izquierdo con m2-3; MPEF-PV 4026, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4027, m1 izquierdo; MPEF-PV 4068, P3 izquierdo aislado; MPEF-PV 4069, fragmento de m1 derecho; MPEF-PV 4070, m2 izquierdo; MPEF-PV 4071, fragmento de m2 derecho; MPEF-PV 4097, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4098, MPEF-PV 4099, M3 derecho; M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4100, fragmento de m2 izquierdo; MPEF-PV 4102, fragmento de m1 derecho; MPEF-PV 4104, m2 izquierdo; MPEF-PV 4614, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 5630, fragmento mandibular derecho con porción basal del i2, 4 alvéolos simples, p3-m2 y alvéolos de los m3-4; MPEF-PV 5631, fragmento mandibular derecho con alvéolo del i2, dos alvéolos simples, p2?, p3-m3 enteros y alvéolos del m4; MPEF-PV 5676a, rama mandibular derecha con p3-m4 (Lám. 13, fig. D); MPEF-PV 5682a, fragmento mandibular derecho con m2 y alvéolos de los m3-4; MPEF-PV 5682c, fragmento mandibular izquierdo con m1-2 y alvéolos de los m3-4; MPEF-PV 5688c, P3 derecho aislado; MPEF-PV 5829e, m2 izquierdo; MPEF-PV 5829h, M1 izquierdo aislado (Lám. 13, figs. E-G); MPEF-PV 5829m, fragmento de m1 izquierdo; MPEF-PV 5829n, fragmento de m1 derecho; MPEF-PV 5829o, m1 derecho; MPEF-PV 5829p, m1 derecho; MPEF-PV 5829r, fragmento de m1 izquierdo; MPEF-PV 5835, fragmento mandibular derecho con porción basal del i2, cuatro alvéolos simples, p3 entero, m1-2 fragmentarios y alvéolos de los m3-4; MPEF-PV 5845, fragmento mandibular derecho con p3-m3 y alvéolos del m4; MPEF-PV 5847, rama mandibular derecha con porción basal del i2, i3, 2 alvéolos simples, p2? y p3-m4 completos (Lám. 13, figs. A-C); MPEF-PV 5855, fragmento mandibular izquierdo con dos alvéolos simples, p3-m1 enteros y alvéolos de los m2-3; MPEF-PV 5856a, P3 derecho aislado; MPEF-PV 5856b, P3 izquierdo aislado; MPEF-PV 5871, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV (Ar 99-296), fragmento mandibular derecho con m2 y alvéolos de los m3-4; MPEF-PV (1999-251c), m1 derecho; MPEF-PV (1999-251d), fragmento de m1 derecho; MPEF-PV (Ar 99-125), fragmento mandibular izquierdo con m2-3 y alvéolos del m4; MPEF-PV (Ar 99-434), fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los m2-4; MPEF-PV (Ar 99-246) P3 izquierdo aislado; MPEF-PV (Ar 99-432b), fragmento maxilar derecho con P3-M3; MPEF-PV (Pic 1999-110), M1 izquierdo aislado; MPEF-PV (1999-108), M2 izquierdo aislado (Lám. 13, figs. H-I); MPEF-PV (1999-109), M2 izquierdo aislado; MPEF-PV (1999-251e), M3 izquierdo; MPEF-PV 2000-23, m3 izquierdo aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense. Los MLP 66-V-8-47 y MLP 61-IX-11-281 tiene como procedencia la localidad El Pajarito, colectados por personal del MLP; el MLP 93-XI-23-9 procede de la localidad El Pajarito Norte y fue colectado por personal del MLP y Duke; los restantes proceden de la Fm. Sarmiento, Mbo. Colhué-Huapí.

Localidad Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí, Dpto. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina. El MMP 133, fue colectado por G.J. Scaglia y los MPEF-PV por personal del MLP y Duke y el MLP 66-V-8-47 por Pascual y Odreman.

**Medidas.** Tablas 22 y 23.

**Diagnosis.** *Abderites crispus* se diferencia de *A. meridionalis* y *A. araucanianus* por la presencia de paracónido en el m2, mayor tamaño relativo del m1, menor largo del trigónido de los m2-3, mayor adelantamiento del metacónido de los m2-3 respecto del protocónido, mayor gracilidad del protocónido de los m2-3, m3 proporcionalmente más pequeño, hipocónido del m1 menos robusto y saliente labialmente, P3 proporcionalmente más grande, M1-2 con protoconos más salientes y metacónulos menos desarrollados, ausencia de diastema por delante del ?p2 y presencia de crestas posterolaterales y anterior en el p3; se diferencia de *A. araucanianus* por su menor tamaño y el menor ancho del trigónido del m3.

**Descripción de los nuevos materiales.** La mandíbula de *Abderites crispus* se caracteriza por ser alta, robusta y relativamente corta. En la cara labial se presentan dos forámenes mentonianos, el más anterior por debajo del tercer diente unirradicado posterior al i2 y el foramen mentoniano posterior por delante de la raíz posterior del m1. La cresta masetérica se encuentra levemente inclinada hacia atrás. En la fosa masetérica pueden estar presentes uno o dos pequeños forámenes. La sínfisis es ancha en sentido dorso ventral, ocupa buena parte de la porción anterior mandibular y presenta un reborde anterodorsal paralelo al borde alveolar. En vista dorsal se aprecia el abultamiento lingual, a la altura del m1, producido por la ubicación lingual de la porción basal del i2. Por delante del p3 la mandíbula se angosta y la serie dentaria se hace curva, con la concavidad desarrollada labialmente. El i2 es muy comprimido lateralmente. En todos los ejemplares que han conservado la región mandibular anterior existen cuatro alvéolos simples entre el i2 y el p3. El i3 se ha preservado en el MPEF-PV 5847; el i3 es de forma alargada en sentido anteroposterior y, aunque ha perdido el extremo distal, se puede apreciar que su mitad anterior fue más ancha que la posterior. Además de la corona se puede observar parte de la raíz del diente, la cual se dirige lingualmente formando un ángulo marcado con la corona. Los alvéolos posteriores al i3 son alargados (aunque menos que en las restantes especies del género) e inclinados hacia atrás. En este mismo ejemplar (MPEF-PV 5847), así como en el MPEF-PV 5631, se ha preservado el diente anterior al p3 el cual también es unirradicado. Sin embargo, a diferencia del i3, la raíz de este diente ocupa toda la base de la corona y en el MPEF-PV 5847 presenta cierta constricción media que podría indicar que se trata de la fusión de dos raíces (véase Lám. 13, C). La corona es totalmente chata y en vista oclusal tiene forma de gota (alargada en sentido anteroposterior y con su mitad posterior de mayor ancho). El eje anteroposterior de este diente forma un ángulo marcado con el del m1 y su borde posterior está en contacto con la cara anterolingual del p3. El p3 es un diente estiliforme que se ubica ventral y lingualmente respecto del trigónido del m1 (véase Lám. 13, C). A pesar de su simpleza morfológica, en su corona se pueden diferenciar tres crestas: dos posterolaterales cortas, labial y lingual respectivamente, y una larga cresta anterior. La diferencia en largo entre las

crestas posterolaterales y la anterior se debe a que el esmalte está más desarrollado en la mitad anterior del premolar. Por la diferencia de altura entre el p3 del MPEF-PV 5676a, donde se encuentra en proceso de erupción, y el de los ejemplares MPEF-PV 5630 y MLP 92-X-10-9 donde el grado de desgaste de los molares indica una edad avanzada, se puede inferir que el p3 presentaba un período de crecimiento prolongado.

El m1 es el diente de mayor tamaño de la serie. Sus raíces están levemente curvadas hacia atrás, son robustas y se extienden hasta la base de la mandíbula. La raíz anterior presenta una morfología particular que permite al p3 actuar como soporte del trigónido del m1: un surco recorre la cara anterolingual de la raíz y remata en la base de la corona en una pequeña concavidad. Este surco genera un espacio para la raíz del p3, mientras que la concavidad aloja la corona del p3. De esta manera, el p3 ocupa una posición lingual respecto del trigónido del m1. El trigónido del m1 forma una gran hoja cortante. Su mitad anterior está surcada por costillas labiales y linguales que rematan en cinco o seis denticulos dorsales. De cada denticulo surge una cresta labial y otra lingual. En la cara labial las cinco crestas alcanzan la base de la corona y una o dos arrugas del esmalte pueden estar también presentes en la porción basal y media de dicha cara. En la cara lingual también están presentes cinco costillas, de las cuales la intermedia siempre es más corta que las restantes. Una débil costilla impar recorre la cara anterior del molar, su desarrollo es variable y en algunos casos remata en un denticulo dorsal. El talónido del m1 tiene una cuenca estrecha limitada por dos crestas laterales y el entocónido. La cresta labial corresponde a la crístida oblicua y la lingual es homóloga al metacónido (véase las mismas estructuras en *Pitheculites* fig. 10c y la discusión del carácter 14 de esta filogenia). La crístida oblicua tiene un recorrido oblicuo desde el hipocónido hacia el extremo posterior del borde cortante del trigónido. Por detrás del metacónido se ubica el entocónido. Es de pequeño tamaño y, en algunos ejemplares con poco desgaste (e.g. MPEF-PV 5682c y MPEF-PV 1999-251c), se puede observar que la entocrístida se diferencia claramente del entocónido. La postcrístida, en vista dorsal, forma un ángulo recto con la porción proximal de la crístida oblicua y se extiende lingualmente hasta la base del entocónido. La postcrístida desaparece pronto con el desgaste, pero en algunos ejemplares como el MPEF-PV 1999-251c se puede apreciar, en vista posterior, que forma un filo en forma de “v”. Desde el hipocónido hacia atrás se desarrolla una cresta que es homóloga al hipoconúlido. La misma está más o menos orientada en sentido dorsolabial a ventrolingual, alcanza la porción media de la cara posterior y entre ella y la postcrístida se da forma a una pequeña plataforma.

El m2 es un diente cuadrangular cuyo eje principal es el anteroposterior. En la base de la corona tiene un ancho uniforme, pero no así en la superficie oclusal donde entre el trigónido y el talónido se genera una ligera constricción. El trigónido es corto y las cúspides principales, en cuanto a su tamaño, son el protocónido y el metacónido. El paracónido, en cambio, está sumamente reducido y sólo se lo puede individualizar en algunos ejemplares sin desgaste (e.g. MPEF-PV 5676a, MPEF-PV 5845). Está ubicado en la esquina anterolabial del trigónido y presenta cierta compresión anteroposterior (Lám. 13, D). La esquina anterolabial está ocupada por una neocúspide de tamaño mayor que el paracónido, denominada aquí cúspide anterolabial. Esta neocúspide contacta basalmente

al protocónido y, mediante una cresta perpendicular al eje dentario, al paracónido. Hacia delante emite una especie de cresta que forma el límite labial de la muesca hipoconúlida. La muesca hipoconúlida tiene como límite lingual a la cara anterior del paracónido. El metacónido es más alto que el protocónido. Hacia el paracono emite una cresta que cierra lingualmente la cuenca del trigónido y hacia atrás presenta una filosa cresta posterior. La protocrístida es claramente visible en el MPEF-PV 5676a, forma un suave lofo con una muesca muy poco profunda. La cuenca del talónido es amplia en sentido anteroposterior. Labialmente la limitan la cresta posterior del protocónido y la crístida oblicua, esta última es ligeramente oblicua al eje dentario y está separada de la anterior por una muesca. Lingualmente la cuenca está limitada por la cresta posterior del metacónido, por el entocónido y la entocrístida. El entocónido y la entocrístida están bien comprimidos lateralmente, la entocrístida es larga y en sólo dos ejemplares puede apreciarse que está conformada por dos cúspulas incipientes (MPEF-PV 4024 y MPEF-PV 5676a). Una muesca separa la entocrístida de la cresta posterior del metacónido (MPEF-PV 4071 y MPEF-PV 5682c). Finalmente, la cuenca del talónido está limitada posteriormente por la postcrístida, la cual forma un lofo algo curvo (con la concavidad posterior) que tiene su extremo lingual en contacto con la porción basal y posterior del entocónido. El hipoconúlido, con forma de cresta por su compresión dorsoventral, tiene las mismas características que en el m1. Una cresta de orientación opuesta a al hipoconúlido se desarrolla posteriormente a la postentocrístida. Entre éstas y la postcrístida queda delimitada una plataforma acuencada.

El m3 es un diente más cuadrangular que el m2 y tiene un trigónido muy acortado debido, en parte, al mayor adelantamiento del metacónido respecto del protocónido. El protocónido es la cúspide principal del trigónido y está unido al metacónido por una protocrístida delicada. En el MPEF-PV 5676a inmediatamente por delante del metacónido y labialmente a éste, se puede apreciar al paracónido vestigial. Más labialmente se ubica la cúspide anterolabial. A diferencia del m2, la cúspide anterolabial del m3 presenta una menor diferencia de tamaños con el protocónido, y ambas son, en conjunto, más pequeñas que en el m2. La cuenca del talónido ocupa la mayor parte del diente. Se encuentra limitada de la misma manera que en el m2, aunque aquí es más difícil de individualizar la entocrístida del entocónido. En ejemplares excepcionalmente conservados (*e.g.* MPEF-PV 4010 y MPEF-PV 4024) se puede notar que la entocrístida está formada por dos cúspulas contiguas. La plataforma posterior a la postcrístida es de dimensiones menores que en el m2 y en algunos ejemplares está prácticamente ausente. El m4 es birradiculado, cuadrangular, y muy reducido en relación al m3. A diferencia de los molares anteriores, en el m4 no se pueden diferenciar cúspides ni crestas.

El resto más completo conocido de la dentición superior de *Abderites crispus* es el MLP 83-III-1-200. Este ejemplar ha conservado gran parte de los maxilares izquierdo y derecho. Por delante del P3, el maxilar izquierdo se curva hacia la línea media, conformando el límite anterior de la gran raíz anterior del P3. Por delante se encuentra roto, pero por la porción preservada se puede deducir que existió un cambio de orientación entre la serie P3-M4 y los dientes anteriores. De este modo, en la serie dentaria superior existe un cambio de orientación concordante con el que ocurre en la serie dentaria inferior en el límite p3-?p2. En el límite P3-M1 se presenta un forámen infraorbitario de

tamaño moderado. Por debajo y detrás de este foramen se desarrolla la raíz maxilar de la arcada zigomática, la cual se extiende hacia atrás hasta aproximadamente la altura del M2. A juzgar por la porción preservada se puede inferir que la porción anterior de la arcada fue alta, aplanada en sentido anteroposterior y orientada de manera algo inclinada hacia atrás. Por encima y delante del foramen infraorbitario se observa un área ósea perteneciente al maxilar que desarrolla un reborde curvo; este reborde podría interpretarse como el borde ventral y anterior de la órbita. De ser correcta esta interpretación, las órbitas habrían sido grandes en comparación con los cenoléstidos actuales. El paladar no se preservó por delante de los P3 y se puede afirmar que por detrás de estos dientes no existieron fenestras palatinas (como sí ocurre en los restantes Paucituberculata que han preservado esta porción del cráneo).

En la dentición superior de *Abderites crispus* el diente de mayores dimensiones es el P3. En relación a la serie molar su largo anteroposterior es aproximadamente igual al largo de los M2-3 y su altura es varias veces mayor a la del M1. El P3 se encuentra comprimido lateralmente constituyendo una gran hoja cortante que es ligeramente más ancha en su mitad posterior. La raíz anterior es más angosta que la posterior, y esta última es más larga en su cara labial que en la lingual. Al igual que lo que ocurre con el trigónido del m1, el P3 presenta costillas en la porción anterior de sus caras labial y lingual, tres en cada una de ellas. Estas costillas rematan en denticulos dorsales. Debido al desgaste que presenta la mayoría de los P3 conocidos, sólo se conserva el denticulo más anterior. La cara posterior del P3 es plana y su mitad inferior contacta con la pared anterior del M1. Toda la cara posterior está lateralmente limitada por dos crestas. La lingual se extiende por sobre la raíz posterior formando un cingulo delicado. La labial, en cambio, termina aproximadamente a la altura de la base de la corona del M1. Por encima de la raíz anterior, tanto en la cara labial como de la lingual, pueden estar presentes dos a tres cortas arrugas de esmalte casi paralelas a la costilla posterior. Se ha observado cierta variabilidad en los tamaños de los P3; entre los P3 grandes se encuentran los MPEF-PV 5856b, MPEF-PV 5856b y MLP 83-III-1-200 y entre los pequeños los MPEF-PV 5688c y MPEF-PV 4068.

Los M1-2 son subiguales en tamaño y más grandes que los M3-M4 (este último molar sólo es conocido por sus alvéolos, preservados en el MLP 83-III-1-200). El M1 es un diente aproximadamente cuadrangular en vista oclusal. Tanto las caras linguales del protocono y metacónulo como las labiales de las estilares son oblicuas debido a que la corona del molar es basalmente ancha. En este molar ocurre una morfología particular de la raíz anterolabial. Esta raíz es de pequeño diámetro, está comprimida en sentido anteroposterior y se encuentra desplazada hacia atrás, ubicándose muy próxima a la raíz posterolabial. Probablemente este desplazamiento posterior de la raíz constituya una modificación relacionada a la hipertrofia del P3.

La altura total de la corona del M1 es, en la mitad anterior, mayor que en la posterior. Este carácter es observable labialmente, sin embargo en vista lingual se puede apreciar que el metacónulo está sobreelevado respecto del protocono. El metacónulo está separado del protocono por un valle poco profundo (visible en los dientes sin desgaste como el MPEF-PV 5829h) y su cara anterior se

encuentra inclinada hacia la cuenca del trígono. La preprotocrista y la cresta premetaconular son paralelas entre sí y perpendiculares al eje anteroposterior del molar, ambas terminan labialmente en la porción anterobasal de las StB y StC+D respectivamente; la altura de estas crestas es escasa y de este modo forman lofos suaves y perpendiculares al eje principal del molar. Por delante de la preprotocrista se desarrolla un cóngulo anterior que se extiende desde el protocono hasta la cresta anterior de la StB. La cresta postmetaconular se extiende hacia atrás y lingualmente hasta contactar el extremo posterior de la cresta posterior de la StC+D. No existen vestigios de paracono ni metacono. Las cúspides estilares están bien comprimidas lateralmente, la StB es mucho más alta y larga que la StC+D. Las crestas posterior de la StB y anterior de la StC+D forman entre sí una “v” con el vértice dirigido hacia la cuenca del trígono. En la cara labial de la StB una cresta recorre su superficie desde la superficie oclusal hasta la base de la corona. Una cresta similar puede estar presente en la cara labial de la StC+D (e.g. MPEF-PV 5829h y Pic 1999-100). Cuando ambas crestas están presentes tienden a ser convergentes hacia la base de la corona. Lingualmente cada cúspide estilar está recorrida por una cresta vertical delicada.

El M2 comparte con el M1 la forma ensanchada de la base de la corona. Al igual que en el M1 la preprotocrista y la cresta premetaconular son paralelas y forman lofos suaves. El protocono y metacónulo están separados por un valle angosto y la cara anterior del metacónulo está inclinada hacia la cuenca del trígono. Las caras linguales de las estilares están recorridas por crestas que contactan a la preprotocrista y cresta premetaconular. A diferencia del M1, su forma en vista oclusal es más triangular debido al menor tamaño del metacónulo. Asimismo, la reducción del metacónulo produce el angostamiento posterior del M2. En comparación con el M1, la raíz anterolabial del M2 es subigual a la posterolabial y la StC+D está más reducida en relación a la StB. La cresta postmetaconular delimita una pequeña cuenca de dimensiones menores que en el M1. Las crestas posterior de la StB y anterior de la StC+D no forman una “v” como en el M1 sino que son más bien paralelas al eje anteroposterior del molar. Si bien existe, al igual que en el M1, un cóngulo anterior que recorre las caras anteriores del protocono y StB en el M2 culmina, por delante de la StB, en la cúspide parastilar.

El M3 es un diente triangular. Los detalles de la morfología de este molar se pueden describir sólo a partir de la observación de dientes con poco desgaste (e.g. MPEF-PV 1999-251e). De las cúspides estilares, la StB es la de mayor tamaño. Toda la cara anterior está recorrida por un cóngulo que es mucho más angosto que en los molares anteriores pero, al igual que en el M2, remata en una pequeña cúspula anterior a la StB. La cresta posterior de la StB se dirige hacia atrás y lingualmente continuándose en un cóngulo bajo que recorre el molar en su esquina posterolabial y posterior.

**Comentarios.** En la diagnosis original de *A. crispus*, Ameghino (1902c) señalaba que su tamaño era algo mayor que el de *A. meridionalis*; probablemente esta apreciación se debió a que, en principio, Ameghino solo habría comparado el m1 de ambas especies; respecto del m2 (m5 en su sistema de homología) mencionó como diferencias con el diente homólogo de *A. meridionalis* el menor desarrollo de lo que hoy se interpreta como lofos y su forma más cuadrada (menos rectangular) en

vista oclusal. Junto con *A. crispus*, nominó otra especie, también colhuehuapense, *A. crispulus*. Según Ameghino, *A. crispulus* se diferenciaba de *A. meridionalis* por los mismos rasgos que se distinguía de *A. crispus*; a su vez *A. crispulus* se diferenciaría de *A. crispus* por su tamaño menor y el mayor número de “rayas” (crestas laterales del trigónido del m1) en el m1. En este trabajo se concuerda con Marshall (1976, 1980) en la propuesta de sinonimia entre *Abderites crispus* y *Abderites crispulus*, pero no de estas especies y *Parabderites invelatus* (véase más abajo). Tampoco se coincide con Dumont *et al.* (2000) en la sinonimia propuesta entre *A. crispus* y *A. meridionalis*. Como ya quedó expresado en las diagnósicas de ambas especies, y en los comentarios de *A. meridionalis*, son numerosos los caracteres que permiten diferenciarlas. Dichos caracteres no se restringen sólo a diferencias de tamaño proporcional como fue reconocido por autores previos (Marshall, 1976, 1980; Dumont *et al.*, 2000) sino también diferencias cualitativas. Entre estas últimas se cuentan la presencia-ausencia de paracónido en los m2-3, de crestas en el p3, y el grado de adelantamiento del metacónido respecto del protocónido en los m2-3. Dumont *et al.* (2000) argumentaron que los entonces nuevos especímenes registrados en localidades pinturenses y santacrucenses se solapaban en la distribución de las áreas del m2 y m1 (consideradas independientemente), con aquellos referidos a *A. crispus* y *A. meridionalis*. No obstante ello, reconocieron que los nuevos especímenes eran más similares *A. meridionalis*, en cuanto a tamaño relativo del m1 y m2 (Dumont *et al.*, 2000:1165). A pesar de afirmar que “...the Pinturas and Santa Cruz specimens effectively replicate the ratio between m1 and m2 seen in *A. meridionalis* on a slightly smaller scale” los autores consideraron que la distinción clara entre *A. meridionalis* y *A. crispus* quedaba reemplazada por una distribución continua en la variación tamaños. Dado que Dumont *et al.* (2000) no dieron a conocer los números de colección ni el repositorio de los materiales por ellos estudiados, no se puede asegurar que en este trabajo se hayan analizado los mismos especímenes. Los ejemplares pinturenses incluidos en esta revisión comprenden un conjunto de materiales actualmente alojados en el MACN. En base al estudio conjunto de dichos ejemplares pinturenses, la gran colección de ejemplares referidos a *A. crispus* y los ya conocidos de *A. meridionalis* se concluyó que tanto en aspectos cualitativos como morfométricos los especímenes pinturenses son morfológicamente inseparables de *A. meridionalis* por lo que fueron referidos a esta especie; como se muestra en el capítulo IV, los especímenes provenientes del “Pinturense” son sólo levemente más pequeños que los Santacrucense *s.s.*

La diagnósica revisada que se brinda de *A. crispus* consta de caracteres primitivos y derivados. *A. crispus* constituye el grupo hermano del clado conformado por *A. meridionalis* y *A. araucanianus*. En relación a ellas, la presencia de paracónido en el m2, resultó un carácter primitivo. Entre los caracteres que no fueron incluidos en el análisis, la presencia de crestas posterolaterales en el p3, pueden ser considerado plesiomorfo dado que estas crestas están presentes (a excepción de *P. chenche*) en la totalidad de los paleotentoideos no Pichipilidae mientras que en *A. meridionalis* y *A. araucanianus* están ausentes a causa de la extrema simplificación de este premolar. *A. crispus* se diferencia de las restantes especies por numerosos caracteres, los cuales fueron ya detallados en los comentarios de *A. meridionalis* (véase más arriba).

*Abderites crispus* está representada por numerosos restos mandibulares, algunos de ellos con un excelente estado de preservación, ya sea por las piezas dentarias conservadas o su escaso desgaste. Entre estos materiales se destaca el MPEF-PV 5676a (Lám. 13, fig. D), el cual, en la numerosa muestra de Paucituberculata aquí analizados, es el único que ha preservado el p3 y el m4 en proceso de erupción. Este ejemplar constituye un individuo juvenil cuyos molares se encuentran excepcionalmente preservados en el sentido que su desgaste es mínimo; esta particularidad permitió analizar en gran detalle la morfología de los molares.

En relación al resto craneano representado por el MLP 83-III-1-200, su estudio permitió inferir varios de los rasgos mencionados por Ameghino (1894) para el género; por ejemplo, el cambio de orientación en la serie dentaria superior entre el P3 y los dientes anteriores; Además, analizando de manera conjunta el MLP 83-III-1-200 y mandíbulas completas como el MPEF-PV 5847 (Lám. 13, A-C) se pudo inferir que la región craneana anterior, como lo mencionó Ameghino, estuvo “truncada”, es decir, parece probable que el rostro fue proporcionalmente más corto comparado con los restos craneanos conocidos para otras especies del orden (*e.g. E. hadromatos*, *P. minutus*, *A. owenii*, *C. fuliginosus*). Otro de los caracteres mencionados por Ameghino fue la gran altura de los maxilares y el gran tamaño de las órbitas; a juzgar por la porción preservada de maxilar y el reborde óseo a que se hizo referencia se puede asegurar que los maxilares efectivamente fueron de gran altura y que las órbitas, fueron, probablemente de gran tamaño; así, este resto confirma, en parte, algunos rasgos señalados por Ameghino y suma otros desconocidos hasta ahora como las características del paladar (ausencia de vacuidades palatales) y de la arcada zigomática (alta).

#### 1.3.6.1.c

#### *Abderites araucanianus* sp. nov.

*Abderites meridionalis* Marshall, 1990, pág. 28 (*partim*)

**Tipo.** MNHN 519, rama mandibular izquierda con m1-2, am3 y alvéolo anterior del m4 (Marshall, 1990, lámina 10 fig. 1-3)

**Hipodigma.** El tipo y MNHN 507, P3 derecho; MNHN 508, P3 derecho; MNHN 509, P3 izquierdo; MNHN 510, P3 derecho; MNHN 511, P3 derecho; MNHN 512, fragmento maxilar derecho con P3-M2 (Marshall, 1990, lámina 8, fig. 1-3); MNHN 513, rama mandibular derecha con m2 y alvéolos de los m3-4; MNHN 514, rama mandibular derecha con m2; MNHN 515, m1 izquierdo; MNHN 516, m2 derecho; MNHN 517, m3 derecho; MNHN 518, m1 derecho; MNHN 520, rama mandibular derecha con talónido de m1, m2-3 muy gastados y rm4; MNHN 521, fragmento de m1 izquierdo; MNHN 522, i2 izquierdo; MNHN 523, i2 derecho; MNHN 542, rama mandibular derecha con raíz posterior del m1, m2-4 y am4 (Marshall, 1990, lámina 8, fig. 1-3); MNHN 544, rama mandibular derecha con porción basal del i2 y 4as.



**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Friasense, Fm. Río Frías. Localidad de Alto Río Cisnes, Aisén, Chile.

**Medidas.** Tablas 22 y 23.

**Diagnosis.** *Abderites araucanianus* se diferencia de *A. crispus* y *A. meridionalis* por su mayor tamaño y robustez, el mayor ancho del trigónido del m3, la menor diferencia de tamaños m2-3 y por la presencia de cinco crestas labiales y cuatro linguales en el trigónido del M1; se diferencia de *A. crispus* por la ausencia de paracónido en el m2, el menor tamaño relativo del m1, el mayor largo de los trigónidos de los m2-3, la mayor robustez del protocónido de los m2-3, el menor adelantamiento del metacónido en los m2-3, la menor saliencia de los protoconos y el mayor desarrollo de los metacónulos en los M1-2.

**Comentarios.** Marshall (1990) refirió los especímenes de *Abderites* provenientes del Friasense a *A. meridionalis* señalando que no existían caracteres de importancia para su reconocimiento como una especie distinta. La mayor robustez y el mayor ancho de los trigónidos de los m3-4 de los ejemplares friasenses fueron considerados por este autor como variabilidad intraespecífica de *Abderites meridionalis*. En esta revisión se juzgó que las características de los especímenes friasenses mencionadas por Marshall, sumadas a otras observadas en esta revisión constituyen rasgos que permiten distinguir a dichos especímenes como una especie distinta de *A. meridionalis*. Estos caracteres son: el mayor tamaño total, la menor diferencia de tamaños m2-3, el mayor desarrollo de las plataformas posteriores (entre la postcrístida y el hipoconúlido) de los molares inferiores y del metacónulo.

En la mayoría de los caracteres cualitativos y morfométricos *A. araucanianus* es muy similar a *A. meridionalis*; al igual que en *A. meridionalis*, y a diferencia de *A. crispus*, tiene un m1 proporcionalmente pequeño, hipocónido del m1 menos saliente, m2-3 con los protoconos robustos, trigónidos de estos dos molares más amplios en sentido anteroposterior, plataformas posteriores son amplias, y no está presente el paracónido en el m2; en los molares superiores, y en concordancia con lo que ocurre en los inferiores, las mitades posteriores de los molares están más desarrolladas, por lo que el metacónulo es proporcionalmente más robusto y saliente y el protocono es, en relación al tamaño total del diente, pequeño. Comparado con *A. meridionalis*, *A. araucanianus* es mucho más robusto. Esto se hace más evidente en el tamaño relativo del protocónido de los m2-3 que es particularmente grande. Además, en tamaño total *A. araucanianus* es de mayor talla y la diferencia de tamaños m2-3 es mayor que en *A. meridionalis*.

En el conjunto de especímenes referidos a *A. araucanianus* se observó cierta variabilidad en el tamaño total, habiendo especímenes relativamente más pequeños (e.g. MNHN 515, MNHN 519, MNHN 513, MNHN 514) y otros más grandes (e.g. MNHN 542, MNHN 520, MNHN 516, MNHN 517).

### 1.3.6.2

#### *Pitheculites* Ameghino, 1902c

*Pitheculites* Ameghino 1902a, pág. 76 *nomen nudum*; 1902c, pág. 74.

*Eomannodon* Ameghino 1902a, pág. 77 *nomen nudum*; 1902c, pág. 119.

*Micrabderites* Simpson, 1932, pág. 6.

*Pithiculites* (*sic*) Dumont y Bown, 1997, pág. 207.

Tipo de *Pitheculites*: *P. minimus* Ameghino, 1902c, pág. 74.

Tipo de *Eomannodon*: *E. multituberculatus* Ameghino, 1902c, pág. 119.

Tipo de *Micrabderites*: *M. williamsi* Simpson, 1932, pág. 6.

**Especie tipo.** *Pitheculites minimus* Ameghino, 1902c.

**Especies incluidas.** La especie tipo, *Pitheculites rothi* Marshall, 1990 y *Pitheculites chenche* (Dumont y Bown, 1997).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno, América del Sur.

**Diagnosis.** *Pitheculites* se diferencia de los restantes géneros de la familia por la siguiente combinación de caracteres: (1) hipocónido pequeño y comprimido anteroposteriormente, (2) crístida oblicua de los m2-3 corta y con el borde oclusal redondeado, (3) p3 reducido, (4) ausencia de cúspide anterobasal del p3, (5) P3 hipertrofiado, (6) presencia de costillas labiales en el P3, (7) presencia de cúspide parastilar en el M2, (8) cingulo anterior del M1 largo y ancho, extremo lingual en la superficie oclusal, (9) raíz anterolabial del M1 comprimida anteroposteriormente, (10) extremo anterior del dentario proyectado dorsalmente y (11) serie m1-4 muy oblicuamente orientada respecto de la antemolar.

#### **Comentarios.**

La primera mención hecha por Ameghino de *Pitheculites minimus* (1902a) no fue acompañada de una diagnosis ni de figura, por lo que tanto el nombre genérico como específico son *nomen nudum* para esa publicación original. *Pitheculites* Ameghino (1902a, 1902c) fue entonces incluido en los Primates Homunculidae junto con *Homunculites pristinus* (Abderitidae indet., véase más abajo). La diagnosis fue hecha en parte en comparación con *Homunculites* por lo que entre los rasgos diagnósticos incluía su pequeño tamaño. Ameghino, describió a cada lóbulo (trigónido y talónido) mencionando la presencia de dos tubérculos principales (=metacónido y entocónido), de los cuales el anterointerno (=metacónido) sería el de mayor tamaño. Además, señaló la existencia de rudimentos de un tubérculo medio anterior situado en el ángulo anterointerno de cada molar (=

paracónido). El ejemplar en el que se basó esta caracterización fue el MACN 52-661 (Ameghino 1906, fig. 318 e), una rama mandibular derecha con dos molares. En este trabajo se constató que el MACN 52-662 no corresponde a la dentición inferior de *Pitheculites*; como fue previamente determinado por Reig y Patterson (véase Reig 1955:62) y posteriormente por Marshall (1976) dicho espécimen constituye más probablemente un *Didelphimorphia*. En la descripción de los molares superiores Ameghino señaló el mayor tamaño del tubérculo anteroexterno y la forma cónica los tubérculos internos (=protocono y metacónulo), de los cuales el posterior sería más alto que el anterior, también señaló la presencia de un tubérculo accesorio en el ángulo anteroexterno de cada molar (=cúspide parastilar); las descripciones de Ameghino coinciden con las observaciones de este trabajo acerca de la mayor altura del metacónulo respecto del protocono y de la presencia de cúspide parastilar en el M2.

En el mismo trabajo (Ameghino 1902c) diagnosticó a *Eomannodon multituberculatus* (*sic*) un nuevo género y especie de Allotheria Neoplagiaulacidae; reconoció que la mandíbula era similar a la de los Abderitidae y que el molar 4 (=m1), a juzgar por sus alvéolos, era hipertrofiado como en esa familia y en *Neoplagiaulax*. De los molares preservados, señaló la presencia de una cuenca rodeada por cuatro a cinco tubérculos externos y cinco a seis internos. Por las características inferidas del m1 y la presencia de múltiples “tuberculos” consideró a esta especie como el tipo antecesor de *Neoplagiaulax*. El espécimen a partir del cual erigió el nuevo género y especie es una mandíbula inferior referible a *Pitheculites minimus*, lo que establece la sinonimia de los géneros *Eomannodon* y *Pitheculites*.

Luego de los estudios de Marshall, quien propuso el cercano parentesco entre *Pitheculites* y *Abderites*, esta relación nunca fue puesta en duda. Como se detalló en los comentarios de *Abderites* son muchos los rasgos derivados compartidos por estos dos géneros, fundamentalmente aquellos relacionados a los dientes hipertrofiados (m1 y P3) y al muy reducido p3. En la diagnosis revisada que se brinda los dos primeros caracteres son autapomorfías del género; todos los caracteres restantes (excepto el carácter 11 que no fue incluido en el análisis filogenético) son rasgos derivados compartidos con *Abderites*.

Marshall (1976) había señalado como carácter diagnóstico de *Pitheculites minimus* (y por monotipia de *Pitheculites*), la presencia de un p3 birradiculado; esta afirmación se basó, según este autor, en la morfología del ejemplar tipo de *Micrabderites williamsoni*; sin embargo, dicho espécimen no cuenta con el p3, y la presencia de un p3 birradiculado sólo fue inferida a partir de la morfología del m1. En este trabajo se dan a conocer los primeros restos completos para *P. minimus* que han preservado el p3, el cual aunque reducido es birradiculado (Lám. 14, fig. F). Otros caracteres diagnósticos mencionados por Marshall (1976) incluyeron la presencia de dos cúspides labiales en el trigónido y dos cúspides labiales y tres linguales en el talónido. En esta diagnosis dichos caracteres no fueron incluidos tal como fueron expresados por Marshall; por un lado la presencia de una cúspide anterolabial del trigónido (una de las dos cúspides labiales del trigónido reconocidas por Marshall) resultó una sinapomorfía de los Abderitidae; por el otro, la dos cúspides labiales del talónido fueron

homologadas aquí al hipocónido y cristida oblicua, la morfología particular de ambas estructuras sí resultaron dos autapomorfias de *Pitheculites* (caracteres diagnósticos 1 y 2) Por último las tres cúspides linguales del talónido referidas por Marshall, fueron homologadas a la entocristida, entocónido y postentocristida (véase fig. 10 A).

*Pitheculites* tiene un amplio registro temporal que abarca aproximadamente unos 9 M.a. Este lapso temporal comprende a las Edades-mamífero Colhuehuapense, Santacrucense y “Laventense”. El registro de *Pitheculites minimus* (sic) en el “Pintureense” fue mencionado por Dumont *et al.* (2000:1167); sin embargo, en este trabajo no se pudo contrastar la asignación realizada por Dumont *et al.* (2000) de especímenes pinturenses a *P. minimus* debido a que los número de colección y repositorio de los materiales estudiados por estos autores no fueron dados a conocer. Por el momento, entonces, el registro más austral (y también el más antiguo) de *Pitheculites* corresponde al Colhuehuapense de la localidad de Gran Barranca (Pcia del Chubut). En este estudio se da a conocer el primer registro santacrucense para Argentina (*Pitheculites* sp., véase más abajo). Los especímenes provenientes del “Colloncureense” se detallan más abajo. El registro más moderno, y a la vez más septentrional, corresponde a *P. chenche* proveniente de la localidad de La Venta en Colombia; de esta manera *Pitheculites* no sólo es el género de la familia con más amplio biocrón, sino también el más ampliamente distribuido.

#### 1.3.6.2.a

#### *Pitheculites minimus* Ameghino, 1902c

Lám. 14, figs. A-P

*Pitheculites minimus* Ameghino 1902a, pág. 76 *nomen nudum*, 1902c, pág. 74; 1906, fig. 318 a y e; Marshall 1976, p. 72, fig. 7.

*Eomannodon multituberculatus* Ameghino, 1902a, pág. 7 *nomen nudum*; 1902c, pág. 119; 1903, fig. 70; 1906, fig. 204.

*Eomannodon multituberculatus* (sic) Ameghino, 1902c, pág. 119.

*Micrabderites williamsi* Simpson, 1932, pág. 6.

Lectotipo de *P. minimus* MACN 52-660, fragmento maxilar izquierdo con los M1-2 y alvéolos del M3 (Marshall 1976, fig. 7 d-f) y MACN 52-662, maxilar derecho con los M1-2 (mencionado por Marshall, 1976, como MACN 52-661; Lám. 14, figs. A-B).

Lectotipo de *E. multituberculatus* MACN A 52-376a, fragmento mandibular derecho con alvéolo posterior del m1, fragmento de m2, m3 entero y alvéolos del m4 (Marshall 1976, fig. 7 a-c).

Tipo de *M. williamsi* AMNH 29661, rama mandibular izquierda con m1-3 y alvéolos del m4 m4 (Simpson, 1932, pág. 6. fig. 4).

**Hipodigma.** Los ejemplares tipo y los MPEF-PV 3948, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3949, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 3950, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3951, M1 derecho aislado; MPEF-PV 3952, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3953, M2 derecho aislado; MPEF-PV 3954, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 3955, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3956, M1 derecho aislado; MPEF-PV 3957, P3 izquierdo aislado; MPEF-PV 3959, m2 derecho aislado; MPEF-PV 3960, m2 derecho aislado; MPEF-PV 3961, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3962, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3963, m3 izquierdo aislado; MPEF-PV 3964, m3 derecho aislado; MPEF-PV 3965, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3966, m3 izquierdo aislado; MPEF-PV 3967, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3968, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3969, m3 derecho aislado; MPEF-PV 3970, fragmento mandibular izquierdo con m1-2 y alvéolo anterior del m3; MPEF-PV 3971, fragmento mandibular izquierdo con p3-m1; MPEF-PV 3972, m1 derecho aislado; MPEF-PV 3973, fragmento de m1 izquierdo; MPEF-PV 3974, m1 izquierdo aislado; MPEF-PV 3975, m1 izquierdo aislado; MPEF-PV 3986, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3987, m3 izquierdo aislado; MPEF-PV 3989, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3990, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 3991, M1 derecho aislado; MPEF-PV 3992, M2 derecho aislado; MPEF-PV 3994, P3 derecho aislado; MPEF-PV 3995, P3 izquierdo aislado; MPEF-PV 3996, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 3997, M2 derecho aislado; MPEF-PV 3998, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 3999, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4000, M2 izquierdo aislado (Lám. 14, figs. M-N); MPEF-PV 4001, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4002, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4003, m2 derecho aislado (Lám. 14, figs. O-P); MPEF-PV 4004, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4005, m1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4006, m1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4007, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4008, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4014, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4015, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4018, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4019, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4020, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV 4021, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4036, fragmento mandibular derecho con raíz posterior del m1, m2-3 y raíces del m4; MPEF-PV 4037, M2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4038, fragmento mandibular derecho con alvéolo posterior del m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MPEF-PV 4040, P3 derecho aislado; MPEF-PV 4042, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4043, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4044, fragmento de m1 derecho; MPEF-PV 4046, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4047, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4048, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4049, m1 derecho aislado; MPEF-PV 4050, P3 derecho aislado; MPEF-PV 4051, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4053, P3 izquierdo aislado; MPEF-PV 4054, fragmento mandibular derecho con m1-2; MPEF-PV 4055, M3 derecho aislado; MPEF-PV 4056, m3 derecho aislado; MPEF-PV 4057, fragmento de m1 derecho; MPEF-PV 4058, M2 derecho aislado; MPEF-PV 4060, M1 derecho aislado; MPEF-PV 4061, M1 izquierdo aislado; MPEF-PV 4062, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4063, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4064, m2 derecho aislado; MPEF-PV 4065, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 4066, m2 derecho aislado; MPEF-PV 5657, fragmento mandibular derecho con m1-3; MPEF-PV 5691, fragmento mandibular derecho raíz posterior del m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MPEF-PV 5691c, fragmento mandibular derecho con talónido del m1, m2-3 enteros y alvéolos del m4; MPEF-PV 5829s,

fragmento mandibular izquierdo con m1-2; MPEF-PV 5833, rama mandibular derecha con alvéolo del i2, cuatro alvéolos simples, p3-m3 enteros y alvéolos del m4 (Lám. 14, figs. E-F); MPEF-PV 5851, fragmento mandibular derecho con m2-3 y alvéolos del m4 (Lám. 14, fig. D); MPEF-PV 5852, fragmento mandibular izquierdo con m1-2; MPEF-PV 5864, fragmento mandibular derecho con raíces del m1, m2 entero y alvéolo anterior del m3; MPEF-PV 5867, rama mandibular derecha con porción basal del alvéolo del i2, 2as, p3, raíces del m1, fragmento de m2 y raíz anterior del m3; MPEF-PV 7519b, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV 2000-16, M2 derecho aislado; MPEF-PV 2000-2, fragmento mandibular izquierdo con raíz posterior del m1 y m2-4 enteros; MPEF-PV 1999-130, m1 derecho aislado; MPEF-PV 1999-129, m1 izquierdo aislado (Lám. 14, figs. G-I); MPEF-PV 1999-128, m2 derecho aislado; MPEF-PV 2000-25, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 2000-14, M1 derecho aislado (Lám. 14, figs. J-K); mandibular izquierdo con alvéolo posterior del m2 y m3 entero; MPEF-PV 2000-6, m3 derecho aislado; MPEF-PV 1999-153, P3 izquierdo aislado; MPEF-PV 1999-111, M2 derecho aislado; MPEF-PV 1999-95, maxilar derecho con alvéolo posterior del P3 parcialmente preservado y M1-3 enteros (Lám. 14, fig. L); MPEF-PV 2000-15, M2 derecho aislado; MLP 82-V-2-118, fragmento mandibular derecho con m1-3; MLP 82-V-2-119, fragmento mandibular derecho con m2-3 y alvéolos del m4; MLP 92-X-10-17, rama mandibular derecha con porción basal del i2, tres alvéolos simples, p3-m3 enteros.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Formación Sarmiento, Miembro Colhué-Huapi. Localidad Barranca Sur del Lago Colhué-Huapi, Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut. Los ejemplares MPEF-PV fueron colectados por personal del MLP-Duke; los MLP, por personal de ese museo.

**Medidas.** Tablas 24 y 25.

**Diagnosis.** *Pitheculites minimus* se diferencia de las restantes especies del género por su pequeño tamaño y la presencia de paracónido en el m2; se diferencia de *P. chenche* por presentar un p3 birradiculado, mayor cantidad de crestas laterales en la mitad anterior del m1 y m2-3 más alargados; se diferencia de *P. rothi* por presentar la postcrístida unida a la postentocrístida.

**Descripción de los nuevos materiales.** El resto que ha conservado la mayor parte de la mandíbula es el MPEF-PV 5833. La mandíbula es alta como lo es en *Abderites* pero el extremo anterior, por delante del p3, es algo más bajo (aunque sin alcanzar el brusco descenso en altura que se observa en *Parabderites*). Al igual que en *Abderites crispus* no existe diastema en los dientes antemolares. A diferencia de *Abderites* la serie i2-p3 es proporcionalmente más larga respecto de la serie molar. Además, si bien la porción mandibular anterior se dobla hacia arriba como ocurre en *Abderites*, este rasgo es menos marcado. La cresta masetéica es algo vertical como ocurre en *Abderites*. En vista labial existen dos forámenes mentonianos, uno por debajo de la raíz anterior del m2 y otro algo por

delante del alvéolo anterior al p3. En vista lingual se puede apreciar que la sínfisis es casi tan amplia como en *Abderites*, aunque a diferencia de este género está más extendida en sentido anteroposterior. En vista labial se aprecia que la orientación de la serie dentaria por delante del p3 es curva y forma cierto ángulo con la serie molar; no obstante, tanto la curvatura como el ángulo formado son mucho menos marcados que en *Abderites*. Al igual que en *Abderites* la porción basal del i2 se extiende lingualmente hasta un punto ubicado a la altura de la raíz anterior del m1. Como se puede apreciar en el MLP 92-X-10-17, el i2 estaba comprimido lateralmente y era menos ancho que en *Abderites* y por esto más semejante al de *Parabderites*. Se puede decir que la serie por delante del p3 no estaba alargada como ocurre en *Parabderites* y *Abderites meridionalis*; esto se deduce de la forma menos ovalada de los alvéolos y de la ausencia de diastemas entre ellos. El MLP 82-V-2-119 preservó parte de la porción mandibular posterior y gran parte del proceso angular. Este proceso está bien expandido lingualmente y desarrolla dorsalmente una amplia fosa pterigoidea. En la fosa maseterica de este mismo ejemplar existe un pequeño forámen ubicado ventralmente.

El p3 es un diente muy reducido, birradicado y ubicado lingualmente respecto del m1; su posición en relación al m1 es semejante a la que posee en el p3 de *Abderites*. Sus raíces están inclinadas hacia delante y la anterior es de menor diámetro que la posterior. Si bien está reducido y simplificado, en su corona se pueden diferenciar una cúspide principal, de la cual parten una cresta posterolingual, y una cresta anterior que recorre toda la corona; en un solo ejemplar (MPEF-PV 5833) la cresta anterior termina en una pequeña cúspula anterobasal. En ningún ejemplar se han preservado dientes entre el i2 y el p3 pero por la morfología de sus alvéolos y a partir de la comparación con los demás abderítidos, se concluye que fueron dientes unirradicados.

El m1 es un diente de morfología similar a la de *Abderites*. La raíz anterior es mucho mayor que la posterior y presenta un surco anterolingual que deja lugar al acomodamiento del tercer premolar. El trigónido del m1 está comprimido lateralmente y presenta crestas laterales en su mitad anterior. Su borde cortante presenta cuatro denticulos. De cada uno de ellos parten crestas laterales. En la cara labial prácticamente no existe cresta del denticulo anterior mientras que las de los tres restantes son fuertes. En la cara lingual, las tres crestas anteriores están bien desarrolladas mientras que la más posterior es de desarrollo variable. La segunda de adelante hacia atrás es siempre la más corta, las restantes, tanto labiales como linguales, son largas y alcanzan en muchos casos la base de la corona. El talónido es angosto y su cuenca está limitada lateralmente por dos crestas y el entocónido. La cresta labial corresponde a la crístida oblicua; ésta no es continua sino que en su recorrido presenta una muesca ubicada en la base de la pared posterior del talónido. Por detrás y algo por debajo del extremo posterior del borde cortante del trigónido existe una pequeña cúspide que se continúa lingualmente en una prominente expansión aliforme que termina posteriormente por delante de la entocrístida. La crístida oblicua se une a dicha cúspide en la pared posterior del trigónido. Esto es claramente visible en los ejemplares sin desgaste como los MPEF-PV 3973, MPEF-PV 3974 y MPEF-PV 1999-129. Dadas estas relaciones entre cúspides y crestas del talónido, es que se homologa aquí la cúspide posterior del trigónido con el metacónido. La cuenca del talónido es angosta y las paredes labiales del

hipocónido y entocónido son bastante verticales. El entocónido es relativamente pequeño, la entocrístida es corta y la cresta posterior del entocónido se une a la postcrístida. En la pared posterior y labial del m1 se ubica el hipoconúlido el cual está comprimido dorsoventralmente, formando una suerte de cresta que se une al hipocónido. Los m2-3 son dientes cuadrangulares, el m2 es rectangular y el m3 en cambio es casi tan ancho como largo. En los dos molares el trigónido está acortado. En el m2 el trigónido es ligeramente cuadrangular debido al desarrollo de la neocúspide anterolabial. En cuanto al tamaño, las cúspides principales del trigónido son el metacónido y el protocónido. Aún en los dientes sin desgaste el metacónido es la cúspide más alta del trigónido. Le siguen en tamaño la cúspide anterolabial y por último el pequeño paracónido. El paracónido es claramente visible en los ejemplares MPEF-PV 4003, MPEF-PV 4064 y MPEF-PV 3967. El metacónido se encuentra algo adelantado respecto del protocónido. Presenta una amplia cara curva anterolingual y una cara plana que mira hacia la cuenca del trigónido. Desde el metacónido surgen tres crestas, una hacia delante que termina en la base del paracónido, una hacia el protocónido (postmetacrístida), que constituye la porción lingual de la protocrista y una hacia atrás. La cúspide anterolabial presenta en su cara anterior una cúspula que constituye el límite labial de la muesca hipoconúlida. El protocónido, al igual que el metacónido presenta una cresta posterior. La cuenca del talónido está limitada labialmente por el hipocónido y la crístida oblicua y lingualmente por el entocónido, entocrístida y postentocrístida. La crístida oblicua presenta su borde oclusal redondeado por lo que adopta cierto aspecto de cúspide. Algo similar ocurre con la entocrístida y la postentocrístida; el hipocónido, se encuentra acortado anteroposteriormente. Debido a este aspecto particular que adoptan las crístidas mencionadas, en el talónido se observan lingualmente tres “cúspides”: la entocrístida, el entocónido y la postentocrístida. Esta última se encuentra unida a la postcrístida formando un lofo bajo y, debido a que el hipocónido está algo adelantado respecto del entocónido, el lofo es algo oblicuo respecto del eje principal del molar. El hipoconúlido ocupa la mitad labial de la pared posterior del m2, como en el molar anterior está comprimido y adopta forma de cresta que se une al hipocónido. El hipoconúlido puede estar más o menos expandido posteriormente y adoptar cierta forma acuñada (MPEF-PV 5851). Existen diferencias de tamaño que se pueden interpretar como variabilidad intraespecífica: hipoconúlidos grandes en los MPEF-PV 4003, MPEF-PV 3986 y pequeños en los MPEF-PV 4004 y MPEF-PV 5833.

El m3 presenta el trigónido aún más acortado que en el m2. Aún en los molares sin desgaste no existen vestigios de paracónido (*e.g.* MPEF-PV 5851). El metacónido está bien adelantado en relación al protocónido por lo que la postcrístida es bien oblicua respecto del eje anteroposterior del molar. Además, el metacónido presenta una importante compresión anteroposterior. La cresta posterior del metacónido es larga y ocupa toda la esquina anterolingual del molar (Lám. 14, figs. C-D). La cúspide anterolabial y el protocónido son en conjunto más pequeños que en el m2 pero guardan entre si la misma relación de tamaños, es decir, el protocónido es de mayor tamaño. La cúspula anterior a la neocúspide anterolabial es de menor tamaño. La cuenca del talónido ocupa la mayor parte de la superficie oclusal del m3. A diferencia del m2, el hipocónido es menos saliente labialmente. La



entocrístida y el entocónido son subiguales en tamaño y a diferencia del m2 existe una menor diferencia de tamaños entre estas últimas y la cresta posterior del entocónido. La cresta posterior del entocónido está unida a la postcrístida. La postcrístida es perpendicular al eje anteroposterior del molar. El hipocónido no está adelantado y el hipoconúlido está menos desarrollado que en el m2. El único ejemplar que ha conservado el m4 es el MPEF-PV 2000-2. El m4 es un diente birradicado y, si bien es de menor tamaño que el m3, no está tan reducido (ver análisis morfométrico, capítulo IV). En su corona no se pueden diferenciar cúspides ni crestas.

Entre los nuevos materiales referidos a esta especie se cuenta el primer maxilar que ha conservado completa la serie M1-3 más el alvéolo posterior, parcialmente preservado, del P3 (MPEF-PV 1999-95). El maxilar conservó la raíz de la arcada cigomática. Ésta se ubicaba a la altura de los M1-2, y se encontraba comprimida anteroposteriormente, de manera similar a lo observado en *Abderites*. Si bien la serie molar está desgastada, a partir de ella, se puede describir la variación en tamaños y formas oclusales a lo largo de la serie molar así como la relación de tamaños entre los molares y el P3. A partir del tamaño del alvéolo posterior del P3, casi tan grande como el M1, se puede inferir que este premolar fue de gran tamaño. Además, debido a la estructura cortante del trigónido del m1 de *P. minimus*, básicamente igual al m1 de *Abderites*, se puede deducir que el P3 de *Pitheculites* fue un diente de tamaño relativo y morfología similar a la de aquel género: largo en relación a la serie molar, alto y comprimido lateralmente formando una hoja cortante. Entre los dientes aislados recuperados en los mismos niveles que los restantes especímenes referidos figuran una serie de dientes (véase hipodigma) que cumplen con las características señaladas y que son aquí asignados como P3 de *P. minimus*. El P3 de *P. minimus*, entonces, es un diente grande comprimido lateralmente en forma de hoja cortante y algo más estrecho en su mitad anterior. La raíz posterior es de mayor diámetro que la anterior y esta última tiene su cara lingual anteroposteriormente más corta que la labial. La raíz posterior, además, está doblada hacia atrás. El borde anterior del premolar está recorrido por crestas laterales. Aún sin presentar desgaste sólo se aprecia un único denticulo de posición anterior. Desde este denticulo surge sólo una corta cresta lingual. En ambas caras una cresta recorre el borde anterior; en la cara lingual es próxima al borde cortante y paralela a la cresta más anterior. En la cara labial es menos paralela al borde curvándose hacia atrás más marcadamente.

Los M1-2 son, en vista oclusal, aproximadamente cuadrangulares, mientras que el M3, es triangular, esta variación en la forma se debe, en parte, a la disminución en tamaño del metacónulo desde el M1 al M3. Tanto el M1 como el M2 tienen sus mitades anteriores más anchas que las posteriores. En el M1 esto es notable debido a la expansión basal de la StB. Esta cúspide estilar está además comprimida labiolingualmente, de modo que forma un filo cortante continuo con el del P3. La StB triplica en tamaño a la StC+D. Labialmente, la StB está recorrida por una cresta desde la cúspide hasta la base de la corona. En vista labial se puede apreciar que la corona es mucho más alta anterior que posteriormente; por otro lado, en vista lingual se puede apreciar la mayor altura del metacónulo respecto del protocono. Las caras linguales de las StB y StC+D están recorridas por crestas que son homólogas al paracono y metacono respectivamente (véase más abajo). Éstas son visibles en

especímenes poco gastados como los MPEF-PV 2000-19 y MPEF-PV 4060 (fig. 9 A-B y Lám. 14, J-K). El metacónulo se encuentra separado del protocono por un valle profundo. La cresta premetaconular prácticamente no existe como tal debido a que las caras anterior y oclusal del metacónulo forman una superficie curva continua. La cresta postmetaconular se dirige hacia atrás y labialmente hasta terminar en el extremo posterior de la cresta posterior de la StC+D. La superficie del metacónulo forma una pequeña cuenca que está limitada posteriormente por la cresta postmetaconular. El protocono es poco saliente lingualmente. La preprotocrista y la postprotocrista forman entre sí un ángulo mayor a 90° y la preprotocrista se dirige labialmente hasta terminar en la base del paracono. La postprotocrista por otro lado, termina en la base del metacónulo. Un cíngulo anterior recorre la cara anterior de la StB desde la cúspide hasta la base de esta estilar. Las raíces labiales del M1 son morfológicamente distintas. La anterolabial está comprimida anteroposteriormente y desplazada posteriormente (MPEF-PV 3954), de manera similar a lo que ocurre en el M1 de *Abderites*.

En el M2 la StB también es de mayor tamaño que la StC+D pero la diferencia de tamaños es menor que en el M1. El metacónulo está más reducido y el protocono ocupa la mayor parte de la superficie oclusal del molar. La postprotocrista no termina anteriormente en la base del metacónulo sino lingualmente en la base del metacónulo por lo que toda la cara lingual del molar está formada por el protocono. Al igual que en el M1 la base de la corona es ancha por lo que las caras labial y lingual son poco verticales. El cíngulo anterior del M2, más ancho que en el M1, termina labialmente en una pequeña cúspide metastilar. En el M2 se pueden diferenciar más claramente la morfología y ubicación del paracono y metacono (*e.g.* MPEF-PV 3952 y MPEF-PV 4000). El paracono es una cúspide baja y redondeada que se ubica en la mitad anterior de la base de la StB. La preprotocrista termina labialmente en esta cúspide. El metacono, por otro lado, es más alto y se encuentra totalmente fusionado basalmente a la StC+D. El M3 como se señaló es triangular, virtualmente no tiene metacónulo o al menos no es diferenciable como cúspide. Tampoco se diferencian paracono y metacono. La StB es más grande que la StC+D pero es menos saliente labialmente que en los molares anteriores. Está presente al igual que en el M2 un cíngulo anterior que, en este caso, termina en una pequeña cúspide parastilar. El protocono forma el cuerpo principal de la corona y desarrolla una amplia cuenca del triángulo.

### **Comentarios.**

En este trabajo se coincide con la sinonimia propuesta por Marshall (1976, 1980). *P. minimus* es la única especie del género de la cual se conoce prácticamente la dentición completa. *P. rothi* está representado por su holotipo, una rama mandibular con m2-3 y *P. chenche* por una rama mandibular con p3-m3 pero cuyos molares están muy desgastados. Las comparaciones entre las tres especies son, por lo tanto, parciales y restringidas a la dentición inferior. A diferencia de *P. chenche*, *P. minimus* muestra al menos un rasgo que podrían considerarse primitivo como lo es la presencia de un p3 birradicado. Además, se diferencia de *P. chenche* por su tamaño pequeño, por el mayor largo proporcional de los m2-3 y por la presencia, en el trigónido del m1, de un mayor número de crestas y

dentículos dorsales; en *P. minimus* ocurren cuatro dentículos, tres crestas labiales y cuatro crestas linguales mientras que en *P. chenche* tres dentículos y sólo tres crestas de cada lado. *P. minimus* es en relación a *P. rothi* ligeramente más pequeña y la estructura de la mitad posterior de los m2-3 es distinta. En *P. minimus* la postcrístida se une a la postentocrístida y en *P. rothi* lo hace al entocónido; de esta manera la postcrístida es perpendicular al eje anteroposterior del molar a diferencia de *P. rothi* donde esta crístida se orienta oblicuamente.

#### 1.3.6.2.b

*Pitheculites rothi* Marshall, 1990

Lám. 14, figs. Q

*Pitheculites rothi* Marshall, 1990, p. 29, fig. 7: 4-7.

**Tipo.** MNHN 535, un fragmento mandibular izquierdo con los m2-3 (Marshall, 1990, fig. 7: 4-7; Lám. 14., fig. Q)

**Hipodigma.** El tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Friasense. Fm. Río Frías, localidad de Alto Río Cisnes, Aisén, Chile.

**Medidas.** Tablas 24.

**Diagnosis.** *Pitheculites rothi* se diferencia de las restantes especies del género por el mayor largo de los trigónidos de los m2-3, por la unión de la postcrístida con el entocónido y la orientación oblicua, anterolingual a posterolabial de la postcrístida; se diferencia de *P. chenche* por su menor tamaño total y por la forma más alargada y menos ancha de los m2-3.

**Descripción y comentarios.** *P. rothi* es conocida únicamente por su espécimen tipo que consiste en una rama mandibular fragmentaria con los m2-3. A diferencia de *P. chenche*, los molares presentan escaso desgaste por lo que son más fácilmente comparable con aquellos de *P. minimus*. El tamaño de *P. rothi* es apenas mayor que el de *P. minimus*.

Los m2-3 de *P. rothi* son más alargados y menos anchos que en *P. chenche* y por esto más similares a los de *P. minimus*. Los m2-3 se caracterizan por tener trigónidos más largos que los de *P. minimus* y *P. chenche*. Los metacónidos están adelantados respecto de los protocónidos en ambos molares. La cúspide anterolabial es prominente y, al menos en el m2, está presente una pequeña cúspula, anterior a la cúspide anterolabial, que constituye el borde labial de la muesca hipoconúlida. Las cuencas de los talónidos son amplias en sentido anteroposterior. En ambos molares la crístida oblicua es corta, de borde oclusal redondeado y presenta las mismas relaciones de tamaño y ubicación respecto del hipocónido que las observadas en *P. minimus*; estas características, propias del género, condujeron a Marshall (1990) a reconocer dos cúspides labiales en el talónido de los m2-3 de *P. rothi*: el hipocónido y la crístida oblicua. Las diferencias más importantes con la especie tipo del género y *P.*

*chenche* son las relaciones existentes entre la postcrístida, entocónido, cresta posterior del entocónido e ipoconúlido. En el m2 de *P. rothi*, la postcrístida se une al entocónido, por esto adopta una posición oblicua respecto del eje principal del molar. La cresta posterior del entocónido se dirige hacia atrás y se une al ipoconúlido formando así una amplia plataforma posterior. Así, la cresta posterior del entocónido no tiene aspecto de cúspide, como ocurre en *P. minimus* y *P. chenche*, y en el borde lingual de la cuenca del talónido se observan sólo “dos cúspides”: la entocrístida anterior y el entocónido; la presencia de “dos cúspides” linguales en el talónido fue considerado por Marshall un rasgo diagnóstico de *P. rothi*. En el m3 esta morfología del talónido está más acentuada en el sentido de que la postcrístida es aún más oblicua, la cresta posterior se une al ipoconúlido y este último termina adoptando una posición prácticamente lingual. Las comparaciones con el m3 de *P. chenche* son difíciles debido al grado de desgaste en *P. chenche*; no obstante, en el talónido del m2 de *P. chenche* parece no existir la misma relación de cúspides y crestas; el talónido en *P. chenche* es así más similar al de *P. minimus*. En opinión de Marshall (1990) la mejor diferenciación de trigónido y talónido, la presencia de dos cúspides linguales en el talónido y la forma menos cuadrada de los m2-3 de *P. rothi* eran todos caracteres primitivos respecto de *P. minimus*. En este trabajo los caracteres mencionados por Marshall no fueron incorporados al análisis filogenético por lo que su polaridad no fue puesta a prueba. De todos modos, y como resultado de la filogenia que se presenta aquí, las relaciones entre las tres especies de *Pitheculites* permanecieron ambiguas.

#### 1.3.6.2.c

*Pitheculites chenche* (Dumont y Bown 1997)

Lám. 14., fig. R

*Pitheculites chenche* Dumont y Bown, 1997, p. 207, fig. 12.1 a-b.

**Tipo.** IGM 250941 rama mandibular derecha con los p3-m3 (Dumont y Bown 1997, fig. 12.1 a-b; Lám. 14., fig. R de este trabajo)

**Hipodigma.** El tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, Edad-mamífero Laventense, Grupo Honda, Formación La Victoria, unidad entre las capas de Areniscas Tatacoa y Areniscas Chunchullo, Localidad Duke 113, Colombia.

**Medias.** Tabla 24

**Diagnosis revisada.** *Pitheculites chenche* se diferencia de las restantes especies del género por su gran tamaño y la forma más cuadrada de los m2-3; se diferencia de *P. minimus* por presentar un p3 unirradicado y sin crestas, menor cantidad de crestas laterales en el m1 y borde oclusal anterior del

m1 más subhorizontal; se diferencia de *P. rothi* por presentar la postcrístida unida a la postentocrístida.

**Descripción y comentarios.** *P. chenche* es la especie de mayor tamaño del género. A juzgar por la porción preservada, la mandíbula fue más robusta que en las restantes especies del género, particularmente la región sínfisaria fue relativamente más alta en comparación con la de *P. minimus*. Al igual que en *P. minimus* la sínfisis se extendió posteriormente hasta la porción media del m1. La mandíbula no se ha preservado por delante del p3. El p3 es un diente estiliforme y unirradicado. Se encuentra mucho más simplificado que en *P. minimus* dado que es unirradicado y no presenta vestigios de cúspide anterobasal. Tampoco se aprecian en él ningún tipo de crestas por lo que se asemeja en su morfología al de *Abderites meridionalis*. El m1 presenta, al igual que en *P. minimus* y en *Abderites* un trigónido en hoja cortante con desarrollo de denticulos dorsales y crestas labiales y linguales. A diferencia de *P. minimus* el denticulo anterior se encuentra sobreelevado respecto de la base de la corona, por lo que el borde cortante del trigónido es, en toda su extensión, mas bien horizontal que curvo. Esto le otorga al m1 en vista lateral una forma cuadrangular que ya había sido mencionada por Dumont y Bown (1997). En cuanto a la cantidad de denticulos, aparentemente no habría más de tres. De cada uno de ellos surgen crestas labiales y linguales. Todas las crestas labiales son largas y alcanzan prácticamente la base de la corona. La cresta anterior es, dada la gran altura del denticulo anterior, muy larga y fuerte con su extremo basal curvado hacia atrás (Lám. 14, R). Por detrás de la cresta correspondiente al tercer denticulo (contados de adelante hacia atrás) se puede apreciar en la cara labial, una cuarta cresta relativamente bien desarrollada. En la cara lingual, en cambio, las crestas de los denticulos anterior y posterior son largas mientras que la intermedia es corta; por detrás de la última cresta y paralela a ella, existe una delicada arruga de esmalte. A diferencia de *P. minimus* el trigónido del m1 es relativamente bajo respecto del talónido. La cuenca del talónido está limitada por la crístida oblicua, el metacónido, el entocónido con su entocrístida, la postentocrístida y el hipocónido. En comparación con la cuenca del m1 de *P. minimus* en *P. chenche* la cuenca es más larga. La cresta posterior del metacónido es poco prominente y su cúspide es poco notoria. La entocrístida es corta y está separada de la cresta posterior del metacónido por una muesca poco profunda. La postentocrístida está unida a la postcrístida; esta última no es perpendicular al eje anteroposterior del molar sino que es oblicua presentando su extremo distal (el que está en contacto con la postentocrístida) ubicado más anteriormente que su extremo proximal. Por detrás de la postcrístida se desarrolla una pequeña cuenca conformada por el hipoconúlido; cabe aclarar que en ese caso el hipoconúlido estaría ubicado en la mitad lingual de la cara posterior y no en la mitad labial como ocurre en *P. minimus*. Los m2-3 se encuentran bastante gastados. En vista oclusal ambos son cuadrangulares, siendo el m2 más rectangular que el m3. Los trigónidos están más acortados anteroposteriormente que en *P. rothi*, y los molares son más anchos que en las restantes especies del género. En ambos molares la postcrístida se une a la postentocrístida por lo que esta disposición de las crístidas del talónido es semejante a la de *P. minimus* y diferente de la de *P. rothi*.

#### 1.3.6.2.d

#### *Pitheculites* sp.

**Materiales referidos.** 91-IX-I-51ñ, M1 izquierdo y 91-IX-I-61 d, P3 derecho.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Medio, “ Colloncurensis”, Fm. Collón Curá. Cañadón del Tordillo, Pcia. de Neuquén, Argentina.

**Descripción y comentarios.** Estos ejemplares son los únicos referibles a *Pitheculites* recuperados en sedimentos colloncurenses de la localidad de Cañadón del Tordillo; si bien son dientes aislados, pueden ser considerados coespecíficos debido a su tamaño y a que ambos provienen de los mismos niveles estratigráficos. El tamaño total del P3 es menor y el tamaño del M1 algo mayor que en *P. minimus*, por lo que se infiere que la relación de tamaños entre estos dientes fue distinta. En el P3 de *P. minimus* existe una costilla anterior (y un denticulo), y una costilla en cada lateral, recorriendo la corona de manera muy próxima al borde anterior. En el 91-IX-I-61 d, en cambio, en la cara lingual existen tres crestas paralelas al borde anterior del premolar y en la cara labial, dos; no existe denticulo anterior.

En comparación con el M1 de *P. minimus*, el 91-IX-I-51ñ es mucho más robusto; el metacónulo, además de ser más robusto, es proporcionalmente más grande que el protocono. La cúspide estilar StB es al igual que en *P. minimus* muy comprimida y alta en relación a la StC+D; no obstante, en el 91-IX-I-51ñ la estilar anterior está menos desarrollada, siendo proporcionalmente mucho más baja.

Las comparaciones de los dientes descriptos estuvieron restringidas a los dientes homólogos de *P. minimus*; las restantes especies del género, *P. rothi* y *P. chenche*, están representadas sólo por dentición inferior. Sin embargo, en base a su tamaño los ejemplares 91-IX-I-51ñ y 91-IX-I-61 d no pueden corresponder a la dentición superior de *P. chenche*, el cual es de tamaño mayor. Por el contrario, estos ejemplares, son compatibles en cuanto a tamaño con los dientes inferiores de *P. rothi*. Debido a que sólo se conocen para *P. rothi* los m2-3, no se pudo estimar la morfología que habrían tenido sus P3-M1, en base a las relaciones de oclusión con los dientes antagonistas inferiores; esto impidió contar con otros elementos de juicio, más allá del tamaño, que permitan asignar tentativamente los nuevos restos a *P. rothi*.

Descontando la asignación de los 91-IX-I-51ñ y 91-IX-I-61 d a *P. minimus* y *P. chenche*, estos especímenes podrían corresponder tanto a *P. rothi* como a una nueva especie de *Pitheculites*; consecuentemente, y hasta tanto se cuente con evidencia inequívoca, se los refiere provisoriamente como *Pitheculites* sp.

*Parabderites* Ameghino 1902a, pág. 77, *nomen nudum*; 1902b, pág. 43.

**Especie tipo.** *Parabderites minusculus* Ameghino, 1902b, pág. 43.

**Especies incluidas.** La especie tipo y *Parabderites bicrispatus* 1902c, pág. 121.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno-Mioceno, Patagonia Central.

**Diagnosis revisada.** *Parabderites* se diferencia de los restantes géneros de la familia por la siguiente combinación de caracteres: (1) presencia de crestas linguales en el p3, (2) tamaño reducido de la cresta anterior del m1, (3) p3 desarrollado, (4) extremo anterior del dentario no proyectado dorsalmente, (5) cúspide anterobasal del p3 desarrollada, (6) P3 moderadamente desarrollado, (7) ausencia de costillas labiales en el P3, (8) ausencia de cúspide parastilar en el M2 y (9) cíngulo anterior del M1 corto y ancho.

#### **Comentarios.**

En las revisiones de los Abderitinae (=Abderitidae) realizada por Marshall (1976, 1980), el autor señaló a *Parabderites bicrispatus* Ameghino, 1902c como la especie tipo del género, pero bajo las normas del actual ICNZ, la especie tipo del género corresponde a *Parabderites minusculus* Ameghino 1902b debido a que presenta prioridad en su publicación.

Además de estas dos especies, Ameghino (1902c, pág. 122) reconoció una tercera especie para *Parabderites* que nominó *Parabderites invelatus*. Marshall (1976) sostuvo que el ejemplar MACN A 52-38, una rama mandibular izquierda con los m2-4, correspondía al ejemplar tipo de esta especie, sin embargo actualmente en las fichas de la colección del MACN, éste figura como correspondiente a *A. crispus*. La descripción original de *P. invelatus* coincide, sin embargo, con el ejemplar MACN A 52-38, en cuanto a que se trata de un fragmento mandibular izquierdo con los m2-4. El MACN A 52-38, si bien presenta un grado de desgaste importante, no es referible a los Abderitidae; entre los caracteres que impiden esta asignación se cuentan la ausencia de cúspide anterolabial y ausencia de lofos. En los rasgos confrontables dicho ejemplar es referible a los Palaeothentidae: la postparacristida es oblicua en sentido anterolingual-posterolabial, no existe paracónido en el m2 y la entocrístida de los m2-3 es cóncava lingualmente. Entre los Palaeothentinae el MACN A 52-38 se aproxima a la morfología de *P. primus* por lo que fue incluido en sinonimia con dicha especie.

De la diagnosis genérica presentada aquí el único carácter derivado es el primero (véase capítulo V, resultados de los análisis 2 y 4), el carácter diagnóstico 2 resultó una sinapomorfia ambigua y los restantes son todos caracteres plesiomorfos. *Parabderites* se diferencia, entonces, de *Abderites* y *Pitheculites* principalmente por rasgos primitivos. Los caracteres 1 y 3 corresponden a la diagnosis dada por Marshall (1976) y el carácter diagnóstico 8 fue mencionado por este mismo autor en la descripción de *P. bicrispatus*.

Marshall (1976) mencionó la presencia de *Parabderites* sp. para el “Notohippidiense”; los ejemplares referidos fueron los MLP 68-I-17-205 y MACN 375b. En este trabajo se considera que el es que el MLP 68-I-17-205 es referible a *Abderites meridionalis*, mientras que el segundo, tipo de *Tideus trisulcatus* Ameghino 1890 (= *Mannodon trisulcatus* Ameghino, 1893), es considerado un Abderitidae indet. El MLP 68-I-17-205 es sumamente fragmentario, pero a partir de las raíces de los molares se puede inferir que el m1 fue un diente de gran tamaño de manera coincidente con el m1 de *Abderites*. Además la raíz anterior presenta un surco de las mismas características que el presente en el m1 de *Abderites*; este surco, como ya fue expresado, indica el lugar de acomodación del reducido p3. Entre las especies de *Abderites* la relación de tamaños m1-2 y el tamaño total del ejemplar son coincidentes con *A. meridionalis*. Los argumentos de la determinación del MACN 375b como un Abderitidae indet. se presentan más abajo.

Hasta ahora, entonces, el registro más antiguo corresponde al Deseadense (*P. minusculus*) de Cabeza Blanca y el más moderno al Colhuehuapense (*P. bicrispatus*) de Gran Barranca. La distribución geográfica de *Parabderites* se restringe, así, a la Patagonia Central.

#### 1.3.6.3.a

#### *Parabderites minusculus* Ameghino, 1902b

Lám. 15, figs. A, D

*Parabderites minusculus*, Ameghino, 1902b, pág. 43; Marshall 1976, p. 79, fig. 10; Patterson y Marshall, 1978, p. 89, fig. 22; Marshall 1980, p. 44, fig. 8.

**Tipo.** MACN A 52-380, fragmento mandibular izquierdo con un alvéolo simple por delante del p3, p3-m3 enteros y alvéolos del m4 (Marshall 1976, fig. 10, Patterson y Marshall, 1978, fig. 22; Marshall 1980, fig. 8; Lám. 15, figs. A, D en este trabajo).

**Hipodigma.** El ejemplar tipo solamente.

**Procedencia cronológica y geográfica.** En la publicación original de la especie (Ameghino 1902b:43) se señaló a las “*Couches à Pyrotherium*” como sus niveles de proveniencia; el ejemplar fue colectado por C. Ameghino. Posteriormente, Marshall (1976) sugirió que el ejemplar podría provenir de la localidad de Gran Barranca.

**Medidas.** Tabla 26.

**Diagnosis.** *Parabderites minusculus* se diferencia de *P. bicrispatus* por los siguientes caracteres: menor tamaño y mayor gracilidad de los molares, metacónido del m2 adelantado respecto del protocónido, crestas del m1 sólo levemente insinuadas, cúspula anterobasal del p3 menos desarrollada y mayor diferencia de tamaños m1-2.

**Descripción y comentarios.** Cuando Ameghino (1902b) dió a conocer esta especie, realizó una diagnosis señalando que ella “*Beaucoup plus petit que A. bicrispatus des couches à Colpodon*”;



además, indicó que el molar 3 inferior (=p3) es proporcionalmente de corona más pequeña y de laterales carentes de los surcos verticales de la especie más recientes; en relación a *P. bicrispatus*, el molar cuarto (m1) es menos cortante y con los surcos externos menos acentuados. En este trabajo se coincide con Ameghino en el reconocimiento de varios de los rasgos diagnósticos mencionados.

*P. minusculus* no sólo es de menor tamaño que *P. bicrispatus* sino que, además, sus molares son más gráciles. Además, presenta una proporción de tamaños distinta en la serie p3-m3. En *P. minusculus* el tamaño del p3 en relación al tamaño del trigónido del m1 es menor. En las dos especies ambas estructuras forman un filo cortante, pero en *P. bicrispatus* dicho filo es más vertical que en *P. minusculus*. El p3 tiene una cúspula anterobasal más baja que en *P. bicrispatus* y sólo desarrolla crestas en la cara lingual: una partiendo desde la cúspide anterobasal, una posterior y una intermedia. La posición de las crestas posterior e intermedia es similar a *P. bicrispatus*. Lingualmente el esmalte está ausente en la porción media y basal de la corona y en la base de la cara labial. Quizás ésta sea la razón por lo que la cresta posterior labial está sólo apenas insinuada. De la cúspide principal parte una corta cresta posterior, que es más larga que en *P. bicrispatus*. El m1 presenta una menor diferencia en ancho trigónido-talónido que en *P. bicripstus*. El trigónido está bien comprimido lateralmente y las crestas laterales están sólo débilmente desarrolladas, un carácter que también fue mencionado por Marshall (1976: 79). El paracónido, el protocónido y el metacónido se encuentran alineados. El paracónido puede ser individualizado en una posición bien mesial; el sector oclusal correspondiente al metacónido está roto por lo que no es posible determinar si la crístida oblicua contactaba o no a dicha cúspide; sin embargo, por la posición lingual del extremo distal de la crístida oblicua, es probable que haya estado en contacto con el metacónido. Como ocurre en *P. bicrispatus* del paracónido surge una delicada cresta anterior del trigónido que se relaciona, de la misma manera que en la mayoría de los paleotentoideos, con la cresta posterolabial del p3. Las estructuras del talónido se pueden describir parcialmente debido a su mala preservación; el entocónido es pequeño y comprimido lasteralmente, la postcrístida se une a la postcrístida y el hipoconúlido es comprimido dorsoventralmente y se dirige hacia atrás, por detrás de la postcrístida. Entre el hipoconúlido y postcrístida no se forma una plataforma como ocurre en *P. bicrispatus*.

El m2 es casi tan largo como el m1 y tan ancho como el talónido del m1. Esta relación de tamaños constituye otra diferencia con *P. bicrispatus* donde el m2 es más largo y ancho que el m1. Tanto la corona del m2 como la del m3 están pobremente preservada por lo que las cúspides y crestas son parcialmente comparables con aquellas de *P. bicrispatus*. En el m2, el trigónido es acortado y se observa la cresta posterior del metacónido pero no así la cresta posterior del protocónido. No se puede precisar si el paracónido estuvo presente, pero sí se puede afirmar que la cúspide anterolabial lo estuvo; la presencia de la cúspide anterolabial se infiere, al igual que en el m3, a partir de la isla de dentina circular que existe en esa esquina del molar. Esta cúspide fue pequeña respecto del protocónido, una diferencia de tamaños que es comparable a la existente en *P. bicrispatus*. A diferencia de *P. bicrispatus* el metacónido es proporcionalmente más pequeño. La cuenca del talónido es amplia y, a juzgar por las bases del entocónido y entocrístida, estas estructuras ocupaban gran parte

de la cara lingual de la cuenca. La cristida oblicua es algo más oblicua que en *P. bicrispatus* pero terminaba, al igual que en la especie tipo, en la cara postero labial del protocónido. Poco puede decirse de las relaciones entre la posterístida y el hipoconúlido, es probable que la posterístida hubiera estado orientada bien perpendicularmente al eje principal del molar y que el hipoconúlido no formara, entre él y la posterístida, una plataforma posterior, como ocurre en *P. bicrispatus*. El m3, al igual que en *P. bicrispatus* tiene el trigónido más ancho que el talónido, el metacónido está adelantado en relación al protocónido, no hay vestigios de paracónido, pero sí de la cúspide anterolabial del trigónido. A diferencia de los m2-3 de la especie tipo, en *P. minusculus* los trigónidos están mucho más acortados en relación a los talónidos. Al igual que en el m2, en el m3 el entocónido y la entocrístida ocupaban gran parte de la cara lingual del talónido; no se observan vestigios de hipoconúlido o cresta hipoconúlida. A juzgar por sus alvéolos, el m4 era birradicado y estaba bien reducido en relación al m3.

#### 1.3.6.3.b

*Parabderites bicrispatus* Ameghino, 1902b

*Parabderites bicrispatus* Ameghino 1902a, pág. 77, *nomen nudum*; 1902b, pág. 121; 1903 fig. 43, 74 y 109; Kraglievich 1953, fig. 5C; Marshall 1976, p. 76, fig. 8; Marshall 1980, p. 44, fig. 9.

**Tipo.** MACN A 52-45, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2, 3 alvéolos simples (falta la porción manibular más anterior), p3-m4 enteros (Marshall 1976, fig. 8; Marshall 1980, fig. 9; Lám. 15. figs. B-C en este trabajo)

**Hipodigma.** MACN A 52-46, fragmento mandibular izquierdo con porción basal del i2, 4 alvéolos simples y p3-m1 enteros; MACN 52-47, fragmento mandibular izquierdo con alvéolo y raíz del diente anterior al p3, p3-m1 enteros; MLP 77-VI-13-19, M2 izquierdo; MLP 77-VI-13-20, m2 derecho aislado; MLP 82-V-2-89, M3 izquierdo; MLP 83-III-1-203, fragmento mandibular izquierdo con alvéolo parcialmente preservado del i2, 3 alvéolos simples y p3-m1; MLP 82-V-2-86, P3 izquierdo aislado; MLP 85-VII-3-27b, P3 izquierdo aislado; MLP 85-VII-3-27c, fragmento de maxilar derecho con fragmento de M2 y alvéolos del M3; MLP 92-X-10-16a, fragmento mandibular derecho con alvéolo posterior del m1, m2 entero y alvéolos de los m3-4; MLP 92-X-10-16b, fragmento mandibular izquierdo con m3-4; MMP M-966, fragmento maxilar derecho con M2-4 (Marshall 1976, fig. 9); MPEF-PV 3923, fragmento mandibular derecho con porción basal del i2, 3 alvéolos simples (la rama mandibular está rota por delante), p3-m1 enteros y alvéolos del m2; MPEF-PV 3940, M3 izquierdo aislado; MPEF-PV 3976, fragmento de m3 izquierdo; MPEF-PV 3977, m3 izquierdo; MPEF-PV 3981, p3 izquierdo; MPEF-PV 3985, fragmento mandibular izquierdo con porción posterior del alvéolo del i2, 1 alvéolo simple, p3 entero y alvéolos parcialmente preservados del m1; MPEF-PV 4011, M1 izquierdo (Lám. 15, figs. I-K); MPEF-PV 4012, M2 derecho; MPEF-PV 4013, P3 derecho aislado; MPEF-PV 4016, fragmento de M1 derecho; MPEF-PV 4017, M1 izquierdo; MPEF-PV 4023,

fragmento mandibular izquierdo con p3-m1; MPEF-PV 4028, fragmento de M2 izquierdo; MPEF-PV 4029, m2 izquierdo; MPEF-PV 4031, P3 derecho aislado; MPEF-PV 4032, m1 derecho; MPEF-PV 4033, M2 izquierdo (Lám. 15, figs. L-M,); MPEF-PV 4034, M3 izquierdo (Lám. 15, fig. N); MPEF-PV 4035, p3 derecho; MPEF-PV 4067, P3 izquierdo aislado; MPEF-PV 4072, fragmento mandibular derecho con raíces del p3 y m1; MPEF-PV 4074, M3 derecho; MPEF-PV 4075, m1 derecho; MPEF-PV 4076, fragmento de m2 izquierdo; MPEF-PV 4077, m4 derecho; MPEF-PV 4080, fragmento de M3 derecho; MPEF-PV 4081, fragmento de m1 izquierdo; MPEF-PV 4082, m1 derecho; MPEF-PV 4083, fragmento de M2 derecho; MPEF-PV 4084, m2 izquierdo; MPEF-PV 4085, p3 izquierdo; MPEF-PV 4086, fragmento de m3 derecho; MPEF-PV 4088, M1 derecho; MPEF-PV 4089, M1 derecho; MPEF-PV 4091, m2 derecho; MPEF-PV 4092, fragmento de m3 izquierdo; MPEF-PV 4093, M1 izquierdo; MPEF-PV 4096, M2 izquierdo; MPEF-PV 4997, p3 izquierdo; MPEF-PV 5642, fragmento mandibular derecho con p3 y alvéolos del m1; MPEF-PV 5670e, M2 derecho; MPEF-PV 5670d, P3 derecho aislado; MPEF-PV 5675, fragmento de maxilar izquierdo con M1-3; MPEF-PV 5682b, rama mandibular izquierda con m2-4; MPEF-PV 5682d, fragmento mandibular derecho con alvéolo posterior del m1 y m2 entero; MPEF-PV 5688d, m2 izquierdo, MPEF-PV 5688e, m3 izquierdo; MPEF-PV 5691a, fragmento mandibular derecho con m2-3 y fragmento de m4; MPEF-PV 5829b, m2 derecho; MPEF-PV 5829c, m2 derecho; MPEF-PV 5829d, m2 derecho; MPEF-PV 5829i, M1 izquierdo; MPEF-PV 5829k, M2 izquierdo; MPEF-PV 5829l, m1 izquierdo; MPEF-PV 5829t, P3 izquierdo aislado; MPEF-PV 5834, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 4 alvéolos simples, p3-m4 completos (Lám. 15, fig. E); MPEF-PV 5842, maxilar izquierdo con M1-4 (Lám. 15, fig. H); MPEF-PV 5849, fragmento mandibular izquierdo con m1; MPEF-PV 5850, fragmento mandibular derecho con m2-3 y alvéolos del m4; MPEF-PV 6394, m2 izquierdo aislado; MPEF-PV 7519a, fragmento de M1 izquierdo; MPEF-PV (Ar 99-191), m1 izquierdo aislado; MPEF-PV (Pic 2000-3), fragmento mandibular izquierdo con alvéolo parcialmente preservado del i2, dos alvéolos simples y p3 entero; MPEF-PV (Ar 99-432a), rama mandibular izquierda con m1-4; MPEF-PV (Ar 99-166), fragmento de maxilar izquierdo con M2; MPEF-PV 1999-131, m1 derecho; MPEF-PV 1999-132, m1 derecho; MPEF-PV 1999-251a, m2 derecho (Lám. 15, figs. F-G); MPEF-PV 1999-287a, m2 derecho; MPEF-PV 2000-5, fragmento de m2 izquierdo; MPEF-PV 2000-22, m3 derecho; MPEF-PV 1999-127, m3 izquierdo; MPEF-PV 2000-13, M1 izquierdo; MPEF-PV Ar 99-251b, P3 izquierdo aislado;

**Tentativamente referidos.** Debido al grado de desgaste los siguientes ejemplares son referidos tentativamente a *Parabderites bicrispatus*: MPEF-PV 2000-18, fragmento de maxilar izquierdo con M1; MPEF-PV 5829g, M1 izquierdo; MPEF-PV 5829j, M1 izquierdo; MPEF-PV 4095, P3 izquierdo aislado, este ejemplar si bien presenta todas las características señaladas para los P3 de *P. bicrispatus*, su tamaño es demasiado pequeño, aún más que los P3 de pequeño tamaño asignados a esta especie.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, Fm. Sarmiento, Mbo. Colhué-Huapí. Localidad Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí, Dpto. Sarmiento, Pcia. del Chubut, Argentina.

**Medidas.** Tablas 26 y 27.

**Diagnosis.** *Parabderites bicrispatus* se diferencia de *P. minusculus* por los siguientes caracteres: mayor tamaño, metacónido del m2 no adelantado respecto del protocónido, presencia de crestas marcadas en el trigónido del m1, cúspula anterobasal del p3 más desarrollada, presencia de crestas labiales en el p3 y menor diferencia de tamaños m1-2.

**Descripción de los nuevos materiales.** El MPEF-PV 5834 es el resto mandibular más completo conocido hasta el momento. La mandíbula es relativamente robusta y presenta su mayor altura en el límite p3-m1; por delante, se torna más baja. Labialmente posee dos forámenes mentonianos, uno por debajo de la porción media del m1 y otro por debajo del último alvéolo simple que ocurre por delante del p3. La cresta masetéica presenta una suave pendiente y termina, anteriormente, en el límite m2-3. En vista lingual se puede apreciar que la sínfisis es alargada en sentido anteroposterior y se extiende hacia atrás hasta un punto ubicado a la altura de la raíz anterior del p3. El i2 ha perdido el extremo más distal de la corona y su extremo más posterior se ubica aproximadamente en el límite p3-m1. El i2 no es paralelo a la serie dentaria sino que se ubica oblicuamente con su extremo posterior en posición lingual. Es comprimido lateralmente, de sección oval y la capa de esmalte que lo rodea está adelgazada en la cara lingual. Por detrás del i2 están presentes cuatro alvéolos simples, son alargados y están ubicados en contigüidad; el primero de ellos, por su morfología corresponde al i3. En el MLP 83-III-1-203, que conservó el extremo posterior del alvéolo del i3, puede verse que su raíz se extendía lingualmente. Por detrás del cuarto alvéolo simple, un diastema lo separa del p3. En todos los restos preservados de la región anterior mandibular existe un diastema entre el p3 y los alvéolos anteriores. Ningún resto conservó los dientes entre el p3 y el i2, pero por la morfología de los alvéolos, alargados en sentido anteroposterior y oblicuos hacia atrás más que verticales, los dientes habrían sido unirradiculados y probablemente semejantes a los restantes miembros de la familia.

Los p3 son triangulares en vista oclusal y presentan su mitad posterior ancha y en contacto con el trigónido del m1; la raíz posterior es de mayor tamaño que la anterior. El premolar cuenta con dos cúspides, la principal, que forma el cuerpo del premolar y una cúspide anterobasal. Además de una muy corta cresta que une los ápices de estas cúspides (y una también corta cresta posterior de la cúspide principal), tanto la cara labial como la lingual están surcadas por crestas (fig. 10, F-G). En la cara labial éstas son más delicadas que en la cara lingual. En la cara labial descienden de la cúspide principal dos crestas, una posterior y una anterior, mientras que de la cúspide anterobasal sólo una. En la cara lingual se desarrolla un conjunto casi simétrico de crestas, pero aquí la cresta anterior de la cúspide principal es más corta y paralela a la cresta de la cúspide anterobasal; en la cara labial ambas crestas tienden a converger hacia la base de la corona. Además de las crestas labial y lingual existe en

la cúspide anterobasal una cresta impar anterior. La cara posterior del premolar es plana y triangular, está delimitada por las crestas posteriores labial y lingual que se unen en el extremo distal de la cresta posterior de la cúspide principal. Como variabilidad de este patrón, se observó la presencia de una cresta intermedia, débilmente desarrollada en la cara labial entre las crestas anterior y labial de la cúspide anterobasal (MPEF-PV 5834). Otro rasgo variable es el tamaño total, encontrándose especímenes de mayor tamaño (MPEF-PV 4997 y MPEF-PV 4085) y otros más pequeños (MPEF-PV4035 y MPEF-PV 3981).

El m1 es un diente con un trigónido largo y comprimido lateralmente que forma junto con el p3 un filo cortante continuo. En el trigónido se diferencian un paracónido de posición mesial y, posteriormente, un protocónido alineado con el paracónido. Tanto en vista oclusal como lateral se puede apreciar que el protocónido presenta una constricción media. Al igual que ocurre en el p3 el trigónido del m1 presenta crestas labiales y linguales. En la cara labial dos fuertes crestas recorren al trigónido desde la superficie oclusal hacia la base de la corona: una parte desde la porción anterior del protocónido y ocupa una posición media en la cara labial del trigónido, y una cresta posterior que parte desde la mitad posterior del protocónido y que se encuentra en el límite entre la cara labial y posterior del trigónido. Desde el paracónido se desarrollan dos crestas; de ellas la anterolabial es homóloga a la cresta anterior del trigónido presente en los paleoténtidos y *Pilchenia*. Por comparación con el m1 de los paleoténtidos se puede inferir que la expansión en forma de cresta posterior y lingual del trigónido, es homóloga al metacónido. La cara posterior del trigónido, entre el metacónido y el protocónido está recorrida por la crístida oblicua la cual, en varios ejemplares, alcanza la superficie oclusal contactando así el metacónido (*e.g.* MPEF-PV 4032, MPEF-PV 1999-131 y MPEF-PV 5829L). El entocónido y el hipocónido se encuentran unidos por un lofo bajo y perpendicular al eje dentario. En los dientes sin desgaste (*e.g.* MPEF-PV 1999-132) se puede observar que el lofo se encuentra formado por un par de crestas que parte del entocónido e hipocónido. La cresta que parte del hipocónido es homóloga a la postcrístida, pero aun no queda clara la homología de la cresta que parte desde el entocónido hacia la postcrístida (*i.e.* si es o no la postentocrístida como ocurre en la mayoría de los Abderitidae y Palaeothentidae). El entocónido es algo comprimido lateralmente en su mitad posterior por lo que se forma una cresta posterior de homologías inciertas (podría corresponderse con la postentocrístida, por lo que entonces, la postcrístida estaría unida al entocónido, como ocurre en *Pitheculites rothi*). La cara anterior del entocónido es redondeada y posterolingualmente presenta una cara plana delimitada por el lofo y la cresta posterior. El hipoconúlido es homólogo a la cresta que recorre oblicuamente la cara posterior del molar, en sentido dorsolabial a ventrolingual desde el hipocónido hasta la base de la corona. Entre el lofo, el hipoconúlido y la cresta posterior del entocónido queda delimitada una plataforma posterior. En vista lateral se aprecia que ésta no es vertical sino que se encuentra inclinada posteriormente.

En el m1, entre la cresta anterior del trigónido y la anterolingual del paracónido queda delimitada un área triangular y cóncava que aloja a la cara posterior del p3, de este modo el p3 sirve de apoyo al trigónido del m1. La cresta anterior del trigónido entra en contacto con la posterolabial del

p3, mientras que la anterolingual del paracónido lo hace con la posterolabial del p3. Es esta relación entre estructuras en el contacto entre el p3 y el m1 (igual a la que ocurre en *Pilchenia* y los Palaeothentidae, cf. figs. 8 E-F y 10 F-G) que permite establecer la homología de la cúspide anterior del trigónido del m1 con el paracónido.

El m2 es un diente rectangular, más largo que ancho y con escasa diferencia en ancho trigónido talónido. Las cúspides son relativamente bajas y redondeadas. En los dientes sin desgaste el metacónido es levemente más alto que el protocónido y el hipocónido más alto que el entocónido, pero con el desgaste las cúspides linguales se tornan más altas que las labiales. En el trigónido el paracónido se encuentra sumamente reducido y en algunos casos está ausente; sólo en algunos ejemplares es conspicuo y se ubica en la esquina anterolingual del trigónido (MPEF-PV 4029 y MPEF-PV 1999-251a). La presencia de la cúspide anterolabial le otorga al trigónido una forma cuadrangular. Esta neocúspide es de pequeño tamaño, aunque mayor que el paracónido, cuando éste está presente. El paracónido se encuentra en la intersección de la postparacrístida y una cresta que se origina en el metacónido y se dirige hacia delante (Lám. 15, F-G). La cúspide anterolabial se desarrolla en la intersección entre la postparacrístida y la preprotocrístida. El protocónido y el metacónido se encuentran unidos por una protocrístida poco profunda y perpendicular al eje dentario. Tanto el metacónido como el protocónido emiten hacia atrás crestas (=cresta posterior al metacónido y cresta posterior al protocónido, caracteres 30 y 31 del análisis filogenético). El talónido del m2 presenta una morfología similar al del m1 en cuanto a las relaciones entre las crestas posterior del entocónido, posterístida e hipoconúlido. El lofo posterior une el hipocónido y entocónido (?postcrístida+postentocrístida); entre éste y el hipoconúlido se forma una amplia plataforma posterior, mucho más oblicua (*i.e.* más horizontalizada) que en el m1. La crístida oblicua se dirige hacia el protocónido de forma paralela al eje anteroposterior del molar.

El m3 es un diente robusto y presenta el trigónido más ancho que el talónido; esta diferencia en anchos se debe en parte a que el protocónido es robusto y se encuentra muy expandido labialmente. A diferencia del m2, en el trigónido del m3, no hay vestigios de paracónido y la cúspide anterolabial es más pequeña y se ubica más lingualmente respecto del protocónido. A diferencia del m2 la postparacrístida es más corta. Al igual que en el m2 el protocónido y metacónido presentan crestas posteriores. El talónido es estrecho y la plataforma posterior es más vertical que en el m2. Entre los materiales estudiados se observó cierta variabilidad en el tamaño total de este molar así como diferencias más o menos marcadas en el ancho trigónido talónido.

El m4 es un diente birradicado, subcircular, reducido en tamaño y sumamente simplificado en cuanto a que no presenta cúspides ni crestas. Sólo presenta vestigios de la cúspide anterolabial, protocónido y esbozos de la costricción trigónido talónido.

El MPEF-PV 5842 es el ejemplar más completo conocido de la dentición superior de *P. bicrispatus*. Este resto ha permitido reinterpretar la homología serial de los molares superiores y por lo tanto determinar el *locus* ocupado por cada uno de los molares superiores aislados. En este espécimen se puede observar la variación morfológica a grandes rasgos, mientras que los detalles están mejor

expresados en algunos molares aislados y se describen más adelante. La serie molar se caracteriza por una heterogeneidad marcada: el M2 es el diente de mayor tamaño y es algo cuadrado en vista oclusal, el M1 es rectangular y de menor tamaño y por último los M3-4 son triangulares y bien reducidos en tamaño respecto de los molares anteriores.

Si bien no se conocen P3 en asociación con molares superiores de *P. bicrispatus*, pueden ser asignados a esta especie un conjunto de P3 aislados provenientes de los mismos niveles que los restantes materiales referidos. Los P3 mencionados en el hipodigma se caracterizan por ser dientes cortantes y bien comprimidos lateralmente; esta compresión se produce principalmente en su mitad anterior, por lo que el premolar es en sección triangular. La raíz anterior es más pequeña y comprimida que la posterior y esta última tiene su cara labial levemente más larga que la lingual. Anterior y lingualmente existen dos crestas que recorren la corona, desde la base hasta la cúspide. Por detrás de la cúspide se desarrolla una muy corta cresta posterior. Como ocurre en general con otros rasgos de la dentición de *P. bicrispatus*, estas características se observan mejor en ejemplares con muy escaso desgaste como es el caso de los MPEF-PV 4013 y MPEF-PV4031. La cara posterior del P3 es convexa y sus bordes laterales están delimitados por dos crestas que parten desde el extremo posterior de la cresta posterior de la cúspide y recorren la corona hacia la base y algo hacia delante, por lo que son más bien curvas que rectas. Los P3 son similares en morfología a los de *Abderites* en cuanto a la compresión lateral, la presencia de crestas laterales anteriores y posteriores y la diferencia de tamaños entre la raíz anterior y la posterior. Se diferencian, sin embargo, en que los P3 de *Abderites* son menos comprimidos en su mitad anterior, presentan más crestas laterales anteriores, la raíz posterior tiene una mayor diferencia en largos labial y lingual y la cara posterior del premolar es plana y no convexa como ocurre en *Parabderites*. Los P3 mencionados pueden ser referidos a *P. bicrispatus* sobre la base de las relaciones de corte con la estructura antagonista inferior formada por el trigónido del m1 y el p3, y por su contacto con el M1. En cuanto al contacto entre el P3 y el M1 en *Abderites* toda la cara anterior de la StB es triangular en vista anterior y plana; la pared posterior del P3, también plana, presenta de manera coincidente una marca triangular. En *Parabderites*, en cambio, el contacto de los P3-M1 es distinto; sólo la porción basal de la StB entra en contacto con la posterior del P3, de forma que no se genera, en la cara posterior del P3 dicha marca triangular. Existen ciertas diferencias de tamaño: ejemplares pequeños MPEF-PV 4013, MPEF-PV 5670d, MPEF-PV Ar 99-251b y MLP 85-VII-3-27b.

El M1 es rectangular en vista oclusal, más largo que ancho y presenta un suave ectoflexo; su cara anterior es plana y la posterior convexa. El metacónulo es una cúspide prominente y de forma algo cónica. En vista lingual se puede apreciar que es más alto que el protocono; la cresta premetaconular se dirige desde el ápice hasta la base del metacono y la postmetaconular lo hace hacia la cresta posterior de la STC+D, formando un filo continuo. La cresta postmetaconular forma una especie de cingulo posterior amplio, que delimita junto con la cresta premetaconular, metacono y cresta posterior de la StC+D una cuenca posterior a la cuenca del trígono. El metacono junto con la cresta premetaconular forman un lofo transversal al eje dentario. En los dientes sin desgaste se puede

apreciar que el metacono se encuentra aplastado contra la StC+D y desarrolla un filo entre sus caras anterior y posterior; el metacono se une basalmente con la cresta premetaconular. El protocono se separa del metacono por un valle suave. La postprotocrista y la preprotocrista forman un ángulo recto entre sí, la cara anterior del protocono, al igual que la del metacono se encuentran inclinadas hacia delante, por lo que los ápices de ambas cúspides se ubican más posteriormente que sus bases. La preprotocrista se dirige desde el ápice del protocono hacia un punto anterior en la base de la StB; no existe vestigio de paracono y ni se desarrolla un lofo anterior que una el protocono y la StB. En la cara anterior del molar existe un corto y relativamente ancho cóngulo anterior. Las cúspides estilares están comprimidas labiolingualmente y presentan sus bases expandidas. La StB es más alta y algo más larga que la StC+D.

A diferencia del M1, el M2 es menos cuadrangular debido a la menor saliencia lingual del metacono, el ectoflexo es más marcado y el metacono no es diferenciable como cúspide sino que está sólo representado por un filo que recorre lingualmente a la StC+D y que se une con la cresta premetaconular. Junto con el menor desarrollo del metacono, la cuenca posterior, delimitada por el lofo, cresta postmetaconular y cresta posterior de la StC+D, también está poco desarrollada. Otra diferencia corresponde a la mayor expansión labiolingual de la cuenca del trigono; en el M1 el eje mayor de la cuenca es anteroposterior y en el M2 es labiolingual. Al igual que en el M1 el metacono está sobreelevado respecto del protocono. La preprotocrista se dirige hacia la base de la StB donde se une con una cresta que recorre verticalmente la cara lingual de esta estilar de modo que ambas conforman un lofo; esto es más claramente visible en los ejemplares sin desgaste (*e.g.* MPEF-PV 4033). Por delante de este lofo se desarrolla una pequeña concavidad, limitada anteriormente por un cóngulo anterior de desarrollo variable entre los distintos especímenes.

El M3 es de forma triangular. En la esquina anterolabial del molar se desarrolla una cúspide de forma cónica homóloga a la StB o StB más paracono, en la esquina posterolabial se ubica la muy reducida StC+D, observable en ejemplares poco gastados como el MPEF-PV 4080. No existen vestigios de metacono. La cresta posterior de la StB se extiende desde la cúspide hacia atrás y labialmente, de manera que es oblicua respecto al eje anteroposterior del molar; se extiende posteriormente hasta la base de la StC+D. A partir de la StC+D se desarrolla un cóngulo bajo a lo largo de la esquina posterolabial y posterior del molar. La StB se une, a su vez, con la preprotocrista formando un lofo corto y bajo que delimita hacia delante una pequeña concavidad, al igual que ocurre en el M2, y hacia atrás una cuenca amplia cuyo límite más posterior es el cóngulo posterolabial mencionado.

El M4 sólo se ha preservado en el MPEF-PV 5842, de este molar sólo puede decirse que es de forma triangular con el vértice lingual y que su tamaño es menor que el del M3. No se pueden diferenciar cúspides ni crestas al igual que ocurre con el m4.

**Comentarios.** La publicación válida de *Parabderites bicrispatus* corresponde a Ameghino 1902c, y no a la anterior Ameghino 1902a, ya que en esta última no realizó una diagnosis de la especie ni la figuró,



por lo que es *nomen nudum* en esta fecha. Entre los rasgos diagnósticos más notables Ameghino (1902c) mencionó que por delante del p3 se desarrolla un diastema por delante del cual se ubicaban cuatro pequeños dientes de corona baja “estagodontiformes”; dichos dientes actualmente están ausentes en el ejemplar tipo y no se conocen ejemplares que los hayan preservado. El m1 estaba, según este autor, en vías de hipertrofiarse, por lo que no alcanzaba el tamaño del de *Abderites*.

El hipodigma de la especie se ha incrementado notablemente gracias a las nuevas colecciones provenientes del Colhuehuapense de Gran Barranca. Al igual que ocurrió con el estudio de otros Paucituberculata, el mejor estado de preservación de muchos de los nuevos especímenes, permitió conocer en detalle la morfología de los molares. Las relaciones de parentesco con la otra especie del género *P. minusculus*, permanecen poco sustentada (véase resultados del análisis filogenético). No obstante, por el momento se incluye a ambas en el mismo género. *Parabderites bicrispatus* constituye así, la especie más moderna de *Parabderites*.

#### 1.3.6.4

#### ABDERITIDAE indet.

***Homunculites pristinus*** Ameghino, 1902a, pág. 76, *nomen nudum*; 1902c, pág. 73; 1906, fig. 319 y 321.

*Abderites pristinus* Kraglievich, 1951, pags. 67 y 72; 1953, pág. 44, figs. 1-4, 5b, 6e, 7; Marshall 1976, pág. 70; Dumont *et al.*, 2000, pág. 1165; Ortiz Jaureguizar, 2003, pág. 478.

**Tipo.** MACN 52-34, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de los p3-m1, m2 entero y am3-4.

**Hipodigma.** El tipo y el MACN 52-35, un Mx aislado.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense, La localidad es incierta aunque podría provenir de la localidad Barranca Sur del Lago Colhué-Huapi, Formación Sarmiento, Miembro Colhué-Huapi. Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut (Kraglievich, 1953).

**Comentarios.** Cuando Ameghino (1902c) dió a conocer las nuevas especies provenientes de mamíferos provenientes de sus *Couches a Colpodon* (Edad-mamífero Colhuehuapense), reconoció un nuevo género y especie para los Primates Homonculidae que denominó *Homunculites pristinus*. El tipo estaba compuesto por una rama mandibular izquierda con el m2 entero. Kraglievich (1951, 1953) en su revisión de los Primates extintos argentinos, estudió los especímenes referidos a *Homunculites pristinus* y concluyó que el ejemplar MACN 52-34 era el tipo de una nueva especie de *Abderites*, que entonces debería llevar el nombre *Abderites pristinus*; el ejemplar MACN 52-35, por otro lado, fue referido como *Abdderites?* sp. Marshall (1976, 1980) no logró ubicar en las colecciones del MACN dichos ejemplares; lo mismo ocurrió en el transcurso de este trabajo. A pesar de no contar con estos materiales para su estudio, Marshall siguió a Kraglievich en el reconocimiento de *Abderites pristinus*

como una especie válida de *Abderites*. Del mismo modo lo hicieron Dumont *et al.* (2000) y Ortiz Jaureguizar (2003). De acuerdo a las figuras aportadas por los autores mencionados precedentemente, y teniendo en cuenta el conocimiento actual de los Abderitidae, no se puede afirmar que los MACN 52-34 y MACN 52-35 sean referibles a *Abderites*.

El MACN 52-34 presenta, a juzgar por las figuras, caracteres que permiten referirlo a los Abderitidae, como la presencia de lofos, una cúspide anterolabial en el trigónido, entre otros. No obstante, esas características no lo diferencian de *Parabderites*. Se puede descartar que este ejemplar pertenezca a *Pitheculites* por la ausencia de sus rasgos diagnósticos y porque, al menos hasta ahora, todas las especies de *Pitheculites* son de muy pequeño tamaño. Los m2 de *Parabderites* en cambio, se ajustan bien a las medidas aportadas por Kraglievich (1953). Otro indicio de la no pertenencia del MACN 52-34 a *Abderites* es, a juzgar por los alvéolos del m1, la escasa diferencia de tamaños que habría existido entre el m1 y el m2. Por otro lado, el único argumento expresado por Kraglievich para rechazar la posibilidad de que se tratase de un ejemplar referible a *Parabderites* fue la inferencia de un p3 unirradicado, algo que es dudoso ya que la porción mandibular por delante de los alvéolos del m1 está pobremente preservada. Adicionalmente a los argumentos expresados más arriba, un dato a tener en cuenta es que en las abundantes colecciones actuales del Colhuehuapense (véase Goin *et al.*, 2007) no se ha registrado ningún ejemplar con las supuestas características de *A. pristinus*; todos los especímenes asignables a *Abderites* provenientes de sedimentos colhuehuapenses, correspondieron a *Abderites crispus*.

El MACN 52-35 fue originalmente referido por Ameghino a *Homunculites pristinus* (1906, fig. 139) y luego como *Abderites?* sp. por Kraglievich (1953, fig. 8a). En principio cabe aclarar que lo que este último autor consideró labial es en realidad lingual y viceversa, con lo cual lo que fue mencionado como paracono y metacono son el metacónulo y protocono respectivamente, y los protocono e hipocono son las correspondientes StB y StC+D; este diente aislado es, en esta nueva interpretación de la cúspides, un molar superior derecho. De acuerdo a lo figurado se puede afirmar que su morfología no se corresponde con la de ningún molar superior de *Abderites*; si fuera un M1 debería contar con un estrechamiento de la raíz anterolabial (que se observa parcialmente en la fig. 8b de *Abderites meridionalis?* dada por Kraglievich) y la StB no parece ser más grande que la StC+D, como ocurriría de tratarse de un M1 de *Abderites*. Tampoco parece corresponder a un M2 de este género, ya que carece de cúspide parastilar. En cambio, todos estos rasgos mencionados más la presencia de un flexo labial bien marcado entre las StB y SC+D parece corresponderse con el M2 de *Parabderites bicrispatus* (cf. fig. L, Lámina 15); adicionalmente, *P. bicrispatus* ocurre en sedimentos colhuehuapenses.

Consecuentemente, en este trabajo se juzgó que las figuras constituyen una evidencia escasa para mantener la especie *Abderites pristinus*, pero no lo suficiente como para no considerar que los MACN 52-34 y MACN 52-35 son referibles a los Abderitidae.

***Tideus trisulcatus* Ameghino, 1890 (= *Mannodon trisulcatus* Ameghino, 1893).**

**Tipo.** MACN 52-375b, mx izquierdo aislado (?m2).

**Procedencia cronológica y geográfica.** El ejemplar MACN 52-375b procede de niveles “Notohippidienses” de la zona de Karaiken, Pcia. de Santa Cruz.

**Comentarios.**

En las revisiones de los Abderitinae realizada por Marshall (1976, 1980), el autor brindó una discusión detallada de la historia taxonómica de *Tideus trisulcatus*. Según Marshall, su espécimen tipo era referible a *Parabderites* sp. En este trabajo se coincide con Marshall en que el MACN 52-375b es referible a los Abderitidae. Esta asignación se fundamenta en la presencia de los siguientes caracteres: lofos entre los hipocónido-entocónido y protocónido-metacónido, cúspide anterolabial y muesca de la protocristida en el m2 poco desarrollada. No obstante, a diferencia de todos los Abderitidae el hipoconúlido es pequeño. El conjunto restante de caracteres que pueden ser comparados con los géneros de esta familia no permiten una asignación indudable. En el trigónido existe un paracónido bien desarrollado y el metacónido está adelantado en relación al protocónido; la entocrístida tiene aspecto de cúspide, y en la porción proximal de la crístida oblicua existe cierto ensanchamiento labiolingual y curvatura del borde oclusal que lo asemejan a *Pitheculites*. Igualmente la crístida oblicua es larga y claramente con forma de cresta. El hipocónido no está comprimido en sentido anteroposterior como ocurre en *Pitheculites*. El conjunto de caracteres aproximan a este espécimen a *Abderites*. De ser efectivamente un representante de este género, difiere de cualquiera de las especies reconocidas y en varios aspectos sería primitivo (e.g., presencia de paracónido, gran adelantamiento del metacónido). El gran acortamiento del trigónido, el tamaño proporcionalmente muy grande de la entocrístida y las mencionadas características de la crístida oblicua e hipoconúlido son únicas en la familia.

**1.3.6.5**

**?ABDERITIDAE**

**Materiales.** LACM 144509, un molar inferior derecho aislado (?m2), LACM 140603, fragmento de molar inferior izquierdo (?m3) y LACM 140613, un molar superior (?M3) (Goin y Candela, 2004, fig. 11C-D).

**Procedencia cronológica y geográfica.** Eoceno Tardío. ?Formación Yahuarango. Localidad de Santa Rosa, Perú. Sobre la procedencia estratigráfica y cronológica véase Campbell *et al.* (2004) y Goin y Candela (2004).

**Descripción y comentarios.** El LACM 144509 fue originalmente referido como m4 de *Sasawatsu mahaynaq* (Goin y Candela, 2004). Este molar no parece corresponder a un m4 por varias razones. El m4 es, en todos los Paucituberculata, un diente reducido y con distinto grado de simplificación. En los Caenolestidae es de reducido a vestigial; en las especies en las que está más desarrollado su talónido no presenta cúspides y es más pequeño que el trigónido. En los Pichipilidae es reducido y bastante simplificado; en el trigónido se pueden diferenciar las cúspides pero no así en el talónido. En los

Abderitidae el m4 está reducido en relación al m3 y no se pueden diferenciar cúspides, ni siquiera el trigónido del talónido. En los Palaeothentidae es reducido y simplificado dependiendo de la especie de que se trate; en general las cúspides son bajas y pequeñas en relación al tamaño del diente. De todos los Paucituberculata sólo los paleoténtidos presentan sus m4 con cúspides desarrolladas pero en ningún caso el hipoconúlido está desarrollado dado que, al tratarse del último molar de la serie, esta cúspide no cumple ningún tipo de función. El LACM 144509, en cambio, presenta el hipoconúlido bien desarrollado, está comprimido dorsoventralmente y ocupa una posición medial en la cara posterior del molar; esta morfología es similar a la presente en *P. lucina*, los Abderitidae y Palaeothentidae. Adicionalmente, la postcrístida está en contacto con la postentocrístida y, a su vez, la postentocrístida lo está con el hipoconúlido. El tamaño del hipoconúlido hace pensar en un molar anterior más que en un último molar. Además, en el LACM 144509 todas las cúspides y crestas son diferenciables. En el trigónido el paracónido es reducido en relación al metacónido y se ubica separadamente respecto del metacónido y en una posición algo labial. La postparacrístida es perpendicular al eje anteroposterior del molar y, en la unión de la postparacrístida y preprotocrístida, se desarrolla una cúspide de similares características a la presente en los Abderitidae (*i.e.* cúspide anterolabial del trigónido). El metacónido se encuentra apareado con el protocónido y unido a él por una protocrístida poco profunda; ambas cúspides desarrollan crestas posteriores. En el talónido, además de las características ya descritas del hipoconúlido, es de notar la morfología de la crístida oblicua; esta crístida no presenta su borde oclusa filoso sino que, principalmente en su porción distal, tiene una forma redondeada que la asemeja a la crístida oblicua de *Pitheculites*. En dicho género la crístida oblicua adopta una forma de cúspide más que de cresta (véase capítulo VI, 1.3.6.2). Hacia delante del entocónido se extiende una entocrístida curva, de concavidad labial. Labialmente al trigónido se desarrolla un corto cingulo anterobasal.

El LACM 140603 es un trigónido aislado que fue referido originalmente como un fragmento de m3 de *P. cardichi*. Éste presenta ciertas características comunes al ejemplar anterior; al igual que en el LACM 144509 existe una cúspide anterolabial, pero en este espécimen está ubicada más próxima al protocono, existen crestas posteriores al proto- y metacono y un cingulo anterolabial corto. El metacono, a diferencia del LACM 144509, está ligeramente adelantado respecto del protocono y el tamaño total del trigónido es menor. Dada la presencia de una cúspide anterolabial el LACM 140603 no es referible a *P. cardichi*.

El LACM 140613 fue originalmente referido como M4 de *P. cardichi* (Goin y Candela, 2004, figs. 11C–D). Varios rasgos permiten inferir que el LACM 140613 no corresponde a un M4 sino, más probablemente, a un M2 o M3. Del mismo modo que en los m4, los M4 conocidos de los Paucituberculata son reducidos y de morfología simplificada en comparación con los molares anteriores. Por el tamaño del metacónulo en relación al protocono y del metacono en relación a la StC+D parece ser un M2 o M3. El metacónulo es poco saliente por lo que el molar es algo triangular en vista oclusal. Esto ocurre principalmente en los M3 de los paleotentoideos; en este grupo el M2 suele tener una forma más cuadrangular y en el M1 esta forma está aún más acentuada dado que el

metacónulo es poco saliente. El metacono del LACM 140613, aunque está reducido, es una cúspide diferenciable, adosada a la cara lingual de la StC+D. En cuanto a su posición anteroposterior, el metacono se encuentra apareado respecto de dicha estilar. El paracono probablemente sea homólogo a la cresta que recorre lingualmente a la StB; esta cresta (paracono?) se une a la preprotocrista formando un lofo anterior incipiente; por delante y paralelo a este lofo anterior se desarrolla un cíngulo que termina labialmente en una incipiente cúspide parastilar. La StB es de mayor tamaño que la StC+D, no de mayor altura pero si de mayor largo. Labialmente la StB está más expandida que la StC+D, por lo que el área que ocupa es mayor. Dada la amplitud labial de la StB y la escasa proyección lingual del metacónulo, el molar es mucho más ancho anterior que posteriormente. Como se mencionó más adelante, en todos los Paucituberculata los M4 están muy reducidos y simplificados en mayor o menor grado. En los Caenolestidae actuales el M4 es vestigial. De los Pichipilidae no se conocen los M4 pero, dado que los m4 son reducidos y de talónidos simplificados, se infiere que los M4 deben haber sido molares pequeños y de cúspides no muy desarrolladas. No se conocen los M4 de los Palaeothentidae; En los M4 de los Abderitidae no se diferencian cúspides, tienen forma triangular en sección y su tamaño es pequeño en relación al del M3. En *P. lucina*, única especie del género en la que se conoce el M4, este molar es triangular tiene el metacónulo y metacono vestigiales, esta última fue una cúspide baja más que columnar como en el LACM 140613; el paracono es diferenciable pero es una cúspide baja. En los M2-3 de ningún Palaeothentidae que haya preservado el paracono, la preprotocrista apunta a dicha cúspide, sino que se dirige labialmente por delante de ella; en los Abderitidae la preprotocrista se une al paracono y forma el lofo anterior, al tiempo que se desarrolla una plataforma o cíngulo anterior al lofo anterior, similar a lo que ocurre en el LACM 140613.

Los LACM 144509, LACM 140603 y LACM 140613 presentan un conjunto de características que los diferencian de las especies que se reconocen en los mismos niveles de donde ellos provienen: *Perulestes cardichi*, *?Perulestes fraileyi* y *Sasawatsu mahaynaq*. En los molares inferiores las características principales que los distinguen son la presencia de una cúspide anterolabial del trigónido y la morfología de la crístida oblicua e hipoconúlido (contrastables sólo en el LACM 144509); el no adelantamiento del metacónido los diferencia de *P. cardichi* y *?Perulestes fraileyi* y la presencia de un cíngulo anterobasal de *S. mahaynaq*. El molar superior se distingue por presentar lofos incipientes, una cúspide anterior a la StB, también incipiente un cíngulo anterior y una preprotocrista unida al ?paracono. A su vez, algunos de estos caracteres los aproximan morfológicamente a los paleoténtidos y abderítidos como la morfología del hipoconúlido y el grado de reducción del paracono y metacono; además, se asemejan a los Abderitidae, en particular, dado que presentan una cúspide anterolabial en el trigónido, lofos incipientes (bien desarrollados en los Abderitidae) y una muesca de la protocrístida poco desarrollada. Una consideración final es la posibilidad de que los especímenes descriptos correspondan a una misma especie dado que su pequeño tamaño y relaciones oclusales son coincidentes.

*Callomenus praecursor* Loomis, 1914; =*Acdestis praecursor* Marshall, 1980; =*Acdestoides praecursor* Bown y Fleagle, 1993.

**Ejemplar tipo.** AC 3020, fragmento mandibular derecho con m2.

**Procedencia cronológica y geográfica.** Oligoceno Tardío, Edad-mamífero Deseadense. Fm. Sarmiento. Localidad de Cabeza Blanca, Pcia. del Chubut.

**Medidas.** Tabla 20 c.

**Comentarios.** Esta especie fue dada a conocer como *Callomenus praecursor* por Loomis (1914); la asignación a *Callomenus* (= *Acdestis*) se fundamentaba en la presencia de un muy pequeño p3 que no alcanzaba la altura del pm4 (=m1 de este trabajo). Posteriormente, fue propuesta por Bown y Fleagle (1993) como la especie tipo del nuevo género *Acdestoides*.

A partir de la descripción y de las figuras del tipo dadas por Loomis (1914, fig. 147 y 148) se puede saber que el holotipo originalmente consistía de una rama mandibular con los p3-m2 enteros, pero actualmente sólo presenta el m2. Si las figuras publicadas por Loomis son un fiel reflejo de lo que fue la pieza original<sup>1</sup>, entonces se podría decir que la forma de los m1 y p3 se corresponden en cierta medida con la de los decastrinos conocidos, pero no así la del m2. En los rasgos confrontables, la morfología del m2 es distinta, no sólo en comparación con cualquier miembro de la subfamilia, sino en relación a cualquier representante del orden. Del AC 3020 no es posible precisar la morfología del i2 o de su alvéolo; por delante del m2 se han conservado los alvéolos del m1 el cual habría sido considerablemente más grande que el m2. Por delante de los alvéolos del m1 están presentes tres alvéolos, no obstante, a partir de su conformación no se puede afirmar si el p3 fue uni- o birradiculado; en cualquier caso ciertamente estuvo reducido en relación al m1. Entre las estructuras deterioradas y de las que no se pudo evaluar su morfología se cuentan el entocónido y postentocrístida, hipoconúlido y paracónido del m2. De las partes preservadas de este molar se puede decir que la entocrístida fue larga y recta, con su extremo distal prácticamente en contacto con el metacónido; la cresta posterior del metacónido está ausente, la crístida oblicua está unida a la protocrístida en un punto prácticamente confluyente con el metacónido, la protocrístida es oblicua en sentido anterolabial a posterolingual, el protocónido está adelantado al metacónido.

A partir de este conjunto de caracteres no se puede afirmar que *Acdestoides praecursor* constituye un Paucituberculata, pero tampoco se puede decir lo contrario. De ser efectivamente un Paucituberculata, sería difícil su ubicación en alguno de los agrupamientos reconocidos.

<sup>1</sup> de esto cabrían ciertas dudas ya que las figuras del tipo de *P. lucina* y *Palaeothentes chubutensis* presentadas por este autor, en la misma publicación, no reflejan correctamente la morfología de dichos especímenes (véase discusión en este capítulo en el punto 1.3.5.1)

## CAPÍTULO VII

### CONCLUSIONES

A 27 años de la exhaustiva revisión de los Paucituberculata realizada por Marshall (1980), el presente estudio constituye una puesta al día de nuestro conocimiento sobre este orden de marsupiales estrictamente sudamericanos. El mismo se ha visto beneficiado por varios factores, entre los cuales se destacan: (1) un notable incremento en el número de especímenes disponibles para su estudio, (2) un mejor control bioestratigráfico de muchos de los taxones y asociaciones faunísticas involucrados en el análisis, (3) un más acabado conocimiento de otros grupos de marsupiales que anteriormente habían sido asociados con los representantes de este orden (*e.g.*, Polydolopimorphia), (4) un conocimiento más profundo de la anatomía dentaria y craneana de los Paucituberculata fósiles y vivientes y (5) el perfeccionamiento de las técnicas actualmente disponibles para los análisis morfométrico y filogenético.

En relación con la mayor cantidad de especímenes fósiles exhumados en los últimos años, sobresale el avance que constituyó la aplicación de técnicas de concentrado sedimentario y posterior *picking* bajo lupa binocular en la prospección fosilífera. A modo de ejemplo, en los sedimentos colhuehuapenses, la implementación de esta metodología en la búsqueda y recuperación de fósiles permitió sumar una gran cantidad de especímenes, muchos de ellos de muy pequeño tamaño. No casualmente, dos de las nuevas especies que aquí se dan a conocer, *Stilotherium parvum* sp. nov. y *Phonocdromus?* sp. nov. A, se cuentan entre los Paucituberculata más pequeños. Un método similar de recolección de fósiles fue el llevado a cabo por Bown y Fleagle (1993) en sedimentos santacrucenses, el cual en su momento constituyó un avance sumamente importante en el estudio de la diversidad de la familia Palaeothentidae.

Las nuevas colecciones han resultado clave en la actual comprensión de la morfología dentaria de los Abderitidae. Nuevos especímenes dentarios, con muy escaso desgaste, permitieron la apreciación de estructuras hasta ahora desconocidas para algunos miembros del grupo (*e.g.*, metacono, paracónido), y también reconsiderar la homología serial de la serie premolar-molar.

El análisis conjunto de todos los linajes de Paucituberculata también llevó a proponer nuevas hipótesis de homología primaria. En este sentido jugaron un papel fundamental el estudio del patrón molar de los Paucituberculata basales, todos ellos dados a conocer muy recientemente (Goin y Candela, 2004; Goin *et al.*, en prensa; Goin *et al.*, MS-a-; Goin *et al.*, MS-b-).

## 1. Homologías dentarias

A continuación se detallan las principales propuestas de homologías dentarias resultantes de este estudio, algunas de las cuales concuerdan con hipótesis previas:

- El primer incisivo de los Paucituberculata corresponde al I2/i2 de la nomenclatura de HersHKovitz (1995).
- El segundo incisivo inferior corresponde al i3 (HersHKovitz, 1995).
- En los Paucituberculata donde la fórmula dentaria es completa (*i.e.* con ocho dientes antemolares) los dientes representados serían los i2, i3, i4, i5, c, p1, p2 y p3. En los casos donde existe reducción en el número de dientes por delante del m1 no es posible establecer cuál es el diente faltante (cf. Marshall, 1980).
- El diente superior hipertrofiado y cortante de los Abderitidae corresponde al P3 (cf. Goin *et al.*, MS-a- vs. Marshall, 1976, 1980, Marshall *et al.* 1990).
- Las cúspides de los molares superiores incluyen los siguientes elementos del patrón tribosfénico: cúspide anterolabial = StB, cúspide posterolabial = StC+D, cúspide anterolingual = protocono, cúspide posterolingual = metacónulo, cúspide lingual a la StB = paracono, cúspide lingual a la StC+D y labial al metacónulo = metacono (cf. Goin *et al.*, MS-a- vs. Marshall 1987; Bown y Fleagle, 1993; Sánchez-Villagra, 2001).
- El metacono está presente en la gran mayoría de los Paucituberculata y corresponde a la cúspide, en muchos casos reducida, que se ubica enfrentada a la estilar StC+D (cf. Goin *et al.*, MS-a- vs. Marshall *et al.*, 1990; Sánchez-Villagra, 2001).
- La estructura mencionada como “paracónido bifurcado en el m1” por Marshall (1980) y Bown y Fleagle (1993) es considerada aquí homóloga al conjunto de paracónido y cresta anterior del trigónido del m1.
- Se reconoce una cresta posterior del entocónido, denominada aquí postentocrístida, ausente en los Caenolestoidea y presente en los Palaeothentoidea.
- Se reconoce una neocúspide, denominada aquí cúspide anterolabial (= paracónido *sensu* Simpson, 1928; Kraglievich, 1953) desarrollada en la esquina anterolabial del trigónido de los m2-3 de los Abderitidae.
- Se propone que las “cúspides” (Marshall, 1990) labiales en el talónido de los m2-3 de *Pitheculites* son homólogos a la crístida oblicua e hipocónido y las “cúspides” linguales al entocónido y entocrístida.

Dado que las propuestas de homología primaria constituyen uno de los principales determinantes de los resultados del análisis filogenético, el estudio comparativo y detallado de la morfología de cúspides y crestas fue significativo para la resolución de las relaciones de parentesco entre los miembros del grupo.



## 2. Sobre la sistemática y clasificación de los *Paucituberculata*

Los nuevos especímenes estudiados permitieron ampliar los rasgos diagnósticos de muchas especies. Esto fue particularmente así en el caso de los *Abderitidae*, ya que sus restos son numerosos en los sedimentos miocénicos más trabajados de los últimos años, correspondientes a la Edad-mamífero Colhueuapense. Actualmente se conoce la dentición completa de las tres especies registradas en esta Edad-mamífero y que representan a los tres géneros de la familia: *Pitheculites minimus*, *Abderites crispus* y *Parabderites bicrispatus*. Otro caso lo constituye el conocimiento de gran parte de la dentición de *Titanothentes simpsoni*, lo que permitió proponer una nueva hipótesis acerca de sus relaciones filogenéticas más cercanas (cf. Rae *et al.*, 1996). En relación a los nuevos materiales, dos especies de las cuales se aumentó sustancialmente su conocimiento son *Pilchenia boliviensis* y *Pilchenia lucina*. Ambas eran conocidas sólo por la dentición inferior (en el caso de *P. boliviensis* sólo por los p3-m1) mientras que actualmente se conoce la mayor parte de su dentición inferior y superior. Esta situación, conjuntamente con el reconocimiento reciente de dos especies referibles al mismo género, resolvieron las relaciones de este clado que resultó basal a los *Palaeothentidae* + *Aberitidae*.

También se reconsideró el concepto de muchas especies de paucituberculados. Los casos más notables son los de *Acdestis owenii* y *Titanothentes pinturinus* (cf. Bown y Fleagle, 1993), *Abderites meridionalis* y *Abderites crispus* (cf. Dumont *et al.*, 2000).

En el caso de *Acdestis owenii* el concepto de ésta se restringió a los especímenes provenientes del Santacrucense *s.s.* más los nuevos ejemplares recuperados en niveles “colloncurenses”. Los especímenes provenientes del “Pinturenses” formaron la base de una nueva especie nominada *Titanothentes pinturinus*. En el caso de las especies de *Abderites* se reevaluó el concepto de *Abderites meridionalis* encontrándose que éste no incluye a *A. crispus* ni a los especímenes provenientes del Friasense; estos últimos constituyen la base de una nueva especie: *A. araucanianus* (cf. Marshall, 1990; Dumont *et al.*, 2000).

Un punto a destacar es que, a pesar de la incrementada evidencia paleontológica del grupo, aún persisten áreas no resueltas de su filogenia. La información disponible no fue suficiente como para resolver las relaciones internas de gran parte de los clados *Pichipilidae* y *Palaeothentidae*. Aquí se sugiere que una posible solución deberá estar basada en un mejor conocimiento de otro conjunto de caracteres, como los craneanos y postcraneanos, los cuales actualmente están pobremente representados en los especímenes disponibles.

El agrupamiento del cual más se ha incrementado su conocimiento, en cuanto a diversidad y evolución, es el de los *Caenolestidae*. Además de incluir tres nuevas especies, se corroboró la hipótesis previa acerca de la pertenencia al mismo de *Pliolestes*. Actualmente, el taxón más cercanamente emparentado con los cenoléstidos vivos, *Rhyncholestes raphanurus*, *Lestoros inca* y *Caenolestes fuliginosus* es *Caenolestoides miocenicus*, un nuevo género y especie proveniente del Mioceno Temprano de Patagonia central.

A continuación se enumeran las principales conclusiones sistemáticas:

- En este estudio se dan a conocer siete nuevas especies: *Stilotherium parvum* sp. nov., *Gaimanlestes aktites* gen. et sp. nov., *Caenolestoides miocenicus* gen. et sp. nov., *Phonocdromus?* sp. nov. A, *Phonocdromus?* sp. nov. B, *Abderites araucanianus* sp. nov. y *Titanothentes pinturinus* sp. nov.
- Se corrobora la pertenencia a los Paucituberculata de las nuevas especies reconocidas en este trabajo y de aquellas reconocidas en trabajos previos (Goin *et al.*, MS-a-; Goin *et al.*, MS-b-).
- Se corroboran los principales clados reconocidos por Goin *et al.* (MS-a-), a saber, los Caenolestoidea y Palaeothentoidea, estos últimos incluyendo los Pichipilidae, Palaeothentidae y Abderitidae. Como consecuencia, se rechazan hipótesis previas sobre la monofilia de los Caenolestidae y Pichipilidae (Marshall, 1980; Marshall *et al.*, 1990).
- Para los Palaeothentoidea se reconoce un nuevo clado conformado por especies previamente incluidas en la familia Palaeothentidae (*Pilchenia lucina* y *P. boliviensis*). El mismo resulta el grupo hermano de Abderitidae + Palaeothentidae. Se demuestra la pertenencia a los Palaeothentoidea de *Perulestes* y *Sasawatsu*.
- En cuanto a la cladística de los Abderitidae se corroboran casi todas las hipótesis previas (Marshall, 1976; Ortiz Jaureguizar, 2003) que soportaban la condición de grupos hermanos de *Abderites* y *Pitheculites*, y a *Parabderites* como grupo hermano de *Abderites* + *Pitheculites*.
- Los Palaeothentidae constituyen el clado más dispar respecto de las hipótesis filogenéticas previas. Este estudio corrobora la hipótesis de Bown y Fleagle (1993) acerca de la existencia de dos clados principales de paleoténtidos, aquí denominados Palaeothentinae y Decastinae. Sin embargo, en relación a los Palaeothentinae *sensu* Bown y Fleagle (1993), *Carlothentes chubutensis* resulta un paleoténtido basal y *Pilchenia lucina* y *Palaeothentes boliviensis* (= *Pilchenia boliviensis*) los miembros de un nuevo clado, *Pilchenia* (véase más arriba). *Titanothentes simpsoni*, previamente referido a los Palaeothentinae (Rae *et al.*, 1996) se reconoce ahora como perteneciente al clado Decastinae.

### **3. Los Paucituberculata en el esquema bioestratigráfico sudamericano**

Los Paucituberculata tienen un extenso registro temporal que abarca aproximadamente 55 Ma. (Edad-mamífero Itaboraense-Reciente). Como consecuencia de este trabajo de revisión se ha ampliado la distribución temporal y geográfica de muchos miembros del orden. En relación a las nuevas distribuciones merecen señalarse los siguientes resultados:

- Ampliación de la distribución geográfica y temporal de las especies *Adestis owenii* y *Abderites meridionalis*. El nuevo registro para ambas especies es el “Colloncurensis” de Cañadón del Tordillo, Neuquén. *A. meridionalis* resulta así una especie ampliamente

distribuida tanto en el espacio (Río Cisnes -Chile- y las provincias patagónicas de Santa Cruz, Chubut, Neuquén) como en el tiempo (“Pinturense” a “Colloncurense”). Algo similar ocurre, aunque en menor grado, con la distribución espacial de *Acdestis owenii* que abarca ahora las Pcias. de Santa Cruz y Neuquén; su rango temporal, en cambio, es menor, incluyendo solamente el Santacrucense y el “Colloncurense”.

- Ampliación de la distribución geográfica y, en algunos casos, también temporal, de los géneros *Abderites*, *Acdestis*, *Pitheculites*, *Stilotherium*, *Pilchenia*, *Titanothentes* y *Pichipilus*: (1) de acuerdo al nuevo registro de *A. meridionalis* y *A. owenii* se han ampliado los rangos geográficos de los géneros respectivos, (2) *Pitheculites* sp., del “Colloncurense” de Cañadón del Tordillo (Neuquén), constituye el último registro del género en Patagonia (3) los registros de una nueva especie de *Stilotherium* (*S. parvum*) en el Colhuehuapense y de *Stilotherium* cf. *dissimile*, en el “Colloncurense”, amplían considerablemente la distribución geográfica y temporal del género; el registro actual, entonces, abarca el intervalo Colhuehuapense-“Colloncurense” ocurriendo en las Pcias. de Chubut, Santa Cruz y Neuquén (4) de acuerdo al nuevo concepto de *Pilchenia*. El rango temporal del género y su distribución geográfica se modificaron sensiblemente; actualmente se puede considerar al género ampliamente distribuido tanto temporal (Tinguiririquense-Deseadense) como geográficamente (desde Bolivia a la Patagonia) (5) la ampliación del concepto de *Titanothentes*, incluyendo a *T. pinturinus* y *T. simpsoni*, permitió reconocer a un género más ampliamente distribuido en el espacio (en comparación con su previa ubicación, restringida a la localidad Ea. La Cañada, Pcia. de Santa Cruz), registrándose en numerosas localidades de la Pcia. de Santa Cruz y sur de Chubut; temporalmente, en cambio, este género está acotado al “Pinturense” y al “Notohippidiense”.

Este nuevo panorama en la distribución espacio-temporal de las especies del orden, condujo a reconsiderar las relaciones entre las distintas asociaciones de Paucituberculata del Mioceno Temprano y Medio. A pesar de ser un componente importante en las asociaciones del Mioceno, en general y a nivel de especie, los Paucituberculata no resultan buenos indicadores bioestratigráficos, ya sea por que presentan una distribución geográfica restringida o una distribución temporal amplia. Sin embargo, existen excepciones, como las correspondientes a *Acdestis owenii* y las especies de *Titanothentes*. *Titanothentes pinturinus* es un fósil característico del “Pinturense”; la otra especie del género, *Titanothentes simpsoni*, muestra su valor bioestratigráfico para correlacionar los niveles fosilíferos de Ea. La Cañada con aquellos de las localidades del “Notohippidiense”; *Acdestis owenii* permite correlacionar la localidades de Gobernador Gregores y Lago Cardiel con las del Santacrucense s.s. Otra especie que podría cumplir con la condición de presentar una distribución temporal restringida y geográfica amplia es, de confirmarse su registro en el “Colloncurense”, *Silotherium dissimile*; hasta ahora se registra en el Santacrucense s.s., mientras que del “Colloncurense” proviene un resto

determinado como *Stilotherium* cf. *dissimile*. A nivel de género, el taxón que mostró valor como herramienta bioestratigráfica es *Titanothentes*, indicando la posible mayor antigüedad del “Notohippidiense” respecto del Santacrucense s.s.

La distribución espacio-temporal de los Decastinae sugiere que sus miembros son mejores herramientas bioestratigráficas que los Palaeothentinae. Entre estos últimos, y a nivel de género, *Palaepanorthus* se restringe a una sola localidad: Gran Barranca; *Palaeothentes*, en cambio, si bien tiene una amplia distribución geográfica, también lo es la temporal, abarcando el intervalo Colhuehuapense-“Friasense”. A nivel de especie, *P. minutus*, *P. intermedius* y *P. lemoinei* presentaron una amplia distribución geográfica, pero también temporal (“Pintureense”-“Friasense”); *P. marshalli* y *P. migueli* se encuentran restringidas al Colhuehuapense de Gaiman. *P. aratae* es la única especie de *Palaeothentes* con una posible importancia bioestratigráfica; a diferencia de las restantes especies de *Palaeothentes* del Santacrucense s.l. *P. aratae* ocurre sólo en las localidades del Santacrucense s.s. (Monte León, Monte Observación, Río Gallegos y Santa Cruz).

#### **4. Principales etapas en la evolución de los Paucituberculata**

##### Origen de los Paucituberculata

El origen de los Paucituberculata se remonta, por lo menos, al Paleoceno Tardío, momento en el que se registran los primeros miembros del orden: *Riolestes capricornicus* y *Dracolestes lacustris*. De acuerdo al conocimiento actual, el grupo de marsupiales sudamericanos más cercanamente emparentado a los Paucituberculata es el de los Didelphimorphia. Los Paucituberculata y Polydolopimorphia fueron considerados por mucho tiempo grupos hermanos (véase Introducción). Sin embargo, la desvinculación de los Paucituberculata con respecto a los Polydolopimorphia cobró impulso con el mayor conocimiento de la estructura molar de los representantes de ambos grupos. Goin y Candela (1996), en su estudio de *Rosendolops primigenium*, analizaron la evolución independiente de los Polydolopimorphia con respecto a la de otros grupos de marsupiales; además, argumentos a favor del origen independiente de los Polydolopidae respecto de los paucituberculados se dieron en Goin *et al.* (2003) al postularse que el patrón molar del polidolopimorfio *Roberthoffstetteria nationalgeographica* es ancestral al de los polidolopinos y morfológicamente próximo al del Glasbiidae *Glasbius*. La hipótesis de un origen independiente de los Polydolopimorphia y Paucituberculata fue corroborada por un análisis filogenético reciente (Abello *et al.*, 2004; Goin *et al.*, MS-a-, anexo) en el que los Polydolopimorphia resultaron más cercanamente emparentados al Microbiotheria *Microbiotherium* que a cualquier otro marsupial sudamericano.

El patrón molar de los Paucituberculata más derivados es fundamentalmente cuadrutubercular y en este sentido similar al presente en algunos grupos, también derivados, de Polydolopimorphia (*e.g.* argyrolagoideos). Sin embargo, la adquisición de este patrón siguió un devenir distinto en ambos grupos. En los Paucituberculata los cambios que acontecieron se vincularon a una fusión de las estilares StC y StD, el aumento de tamaño de estas estilares, la reducción y asimilación del paracono y

metacono con las cúspides estilares y el agrandamiento del metacónulo. En los Polydolopimorphia, si bien el metacónulo también conforma una cuarta esquina (la posterolingual), la mitad lingual los molares se modificó de manera distinta; en ella, la fusión de cúspides ocurrió por un apareamiento (y en algunos casos fusión), de las estilares StB y StD con el paracono y metacono, respectivamente, pero sin hipertrofia de las estilares (Goin y Candela, 2004). La morfología más derivada de los molares superiores de los Paucituberculata se puede ejemplificar con aquella de los abderítidos *Abderites araucanianus* y *Abderites meridionalis*; en sus M1-2 ya no hay vestigios de paracono ni de metacono, los molares son bien cuadrangulares y tienen lofos desarrollados.

### Evolución durante el Paleógeno

La presencia del Paucituberculata basal ?*Dracolestes* en el Eoceno Temprano-Medio (Fauna de Paso del Sapo) y del Pichipilidae *Quirogalestes alamagaucha* en el Eoceno Medio tardío (Barranquense) acotan al Mioceno Medio el momento de origen de los dos clados principales del orden: Caenolestoida y Palaeothentoidea.

En el Eoceno Tardío (Edad-mamífero ?Mustersense) se registran los más basales paleotentoideos no Pichipilidae: *Sasawatsu* y *Perulestes*. El Oligoceno Temprano constituye el primer registro de *Pilchenia* (taxón basal a Palaeothentidae +Abderitidae) y el Oligoceno Tardío el primer registro de los Abderitidae (*Parabderites minusculus*) y Palaeothentidae (*Carlothentes chubutensis* y un decastino indeterminado). Si bien la evidencia paleontológica para la Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno Tardío) es escasa, se puede inferir que entre el Oligoceno Temprano y el Oligoceno Tardío se diferenciaron los principales clados de paleotentoideos no Pichipilidae: Abderitidae, Decastinae y Palaeothentinae. Hacia el límite Eoceno-Oligoceno ocurrieron profundos cambios climático-ambientales vinculados a los fenómenos geofísicos que favorecieron el inicio de la glaciación antártica que aun persiste (Livermore *et al.*, 2004). La fauna de La Cancha (Oligoceno Temprano) es el reflejo directo de estos cambios; el evento evolutivo que lo expresa es el recambio faunístico ocurrido hacia fines del Eoceno, denominado por Goin *et al.* (MS) “Bisagra Patagónica”. En los Paucituberculata esta coyuntura parece haber disparado la diferenciación de la mayor parte de los Palaeothentoidea. Los resultados del análisis filogenético concuerdan con las apreciaciones previas (Goin *et al.*, MS-b-) sobre la radiación del grupo en el límite Eoceno-Oligoceno, aunque restringiéndose al clado que tiene a *Pilchenia* como taxón basal.

Puesta en el contexto de los Ciclos Faunísticos reconocidos por Ortiz Jaureguizar (1986) y Pascual y Ortiz Jaureguizar (1990) la evolución de los Paucituberculata muestra que el origen del grupo aconteció durante el Superciclo Infracenozoico, coincidentemente con lo señalado por Pascual *et al.* (1996) acerca de la ocurrencia en este período de los más significativos procesos cladogenéticos que en América del Sur condujeron a conformar su particular composición de mamíferos. A comienzos del subciclo Prepatagoniano se produce la diferenciación de los Caenolestoida y Palaeothentoidea. El origen de los principales clados de paleotentoideos no Pichipilidae es la expresión, en los Paucituberculata, del “período de modernización” de los mamíferos sudamericanos

señalado por Pascual *et al.* (1996); esta diversificación de paucituberculados ocurrió en tiempos predeseadenses.

### Evolución durante el Neógeno

El intervalo temporal en el que los Paucituberculata alcanzan su mayor diversidad corresponde al lapso Mioceno Temprano a Medio. Esta diversificación es coincidente con la de otros grupos de marsupiales contemporáneos (Pascual y Bond, 1986; Goin *et al.*, 2007). En el Colhuehuapense se registran las cuatro familias con un total de trece especies distribuidas en once géneros; durante el Santacrucense *s.l.* también se registran trece especies pero agrupadas en seis géneros. De estas últimas, cinco corresponden a *Palaeothentes*; se infiere que la cladogénesis de este género ocurrió en un corto intervalo de tiempo, entre el Colhuehuapense y el “Pinturense”. Las Edades-mamífero Colhuehuapense y Santacrucense corresponden al subciclo Pansantacruciano (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Esta unidad faunística estuvo caracterizada por una fase de deterioro climático respecto de tiempos previos, lo que generó ambientes más abiertos (Pascual *et al.*, 1996). El clima inferido para el Colhuehuapense-“Pinturense” de Patagonia central fue el templado-cálido a cálido y subhúmedo (Goin *et al.*, 2007), mientras que para el Mioceno Medio se verificó un significativo descenso en las temperaturas y un aumento en el gradiente térmico latitudinal (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

Durante el ciclo Panaraucaniano, en los tiempos post- friasenses, comienza la declinación en la diversidad y extinción de la mayoría de los agrupamientos que florecieron en el Neógeno (Pichipilidae, Palaeothentidae y Abderitidae). Este proceso ocurre coincidentemente con el “corrimiento” hacia el norte de los ambientes continentales benignos (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Hasta donde se tienen datos, el Mioceno Medio (Laventense) es el momento del último registro de los Abderitidae (*Pitheculites chenche*) y Palaeothentidae (*Hondathentes* y *Acdestis maddeni*). Durante el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano, sólo persisten los Caenolestidae con un único género, *Pliolestes*. El último registro fósil de la familia corresponde a *P. tripotamicus*, proveniente de sedimentos de la zona costera de la provincia de Buenos Aires, posiblemente referibles al Plioceno Temprano.

En síntesis, en este trabajo se identificaron las siguientes fases principales en la evolución de los Paucituberculata:

- La diferenciación durante el Eoceno Medio de los Caenolestoides y Palaeothentoidea.
- El origen entre el Oligoceno Temprano y el Oligoceno Tardío de los principales grupos de paleotentoideos no Pichipilidae, con el registro de *Pilchenia* y los primeros Abderitidae, Palaeothentidae y Decastinae.
- La mayor diversificación del grupo ocurriendo en el Mioceno Temprano-Medio.
- La declinación en la diversidad y extinción de los principales clados en el período que va desde el Mioceno Tardío hasta el Reciente.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abello, M. A. 2002. Sistemática de *Pliolestes* Reig 1955 (Marsupialia, Paucituberculata, Caenolestidae), un cenolestino del Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina central. *XVII Jornadas de Mastozoología* (Mar del Plata, 2002) resúmenes.
- Abello, M. A., Candela, A. M., Goin, F. J., y Oliveira, E. 2004. Filogenia de los marsupiales “Pseudodiprotodontes” de América del Sur. *Ameghiniana* 41 (4): 32R.
- Airolidy, J. P. y Flury, B. K. 1988. An application of common principal component analysis to cranial morphometry of *Microtus californicus* and *M. ochrogaster* (Mammalia, Rodentia). *Journal of Zoology* London, 216: 21-36
- Albuja, L. V. y Patterson, B. D. 1996. A new species of northern shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) from the Cordillera del Cóndor, Ecuador. *Journal of Mammalogy* 77 (1): 41-53.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral. *Boletín del Museo de La Plata* 1:1-26.
- Ameghino F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina, obra escrita bajo los auspicios de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina para presentarla a la exposición Universal de París de 1889. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: XXXIII-1027.
- Ameghino F. 1890. Los Plagiaulacidios argentinos y sus relaciones zoológicas, geológicas y geográficas. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 11:143-201
- Ameghino F. 1891a. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240-259.
- Ameghino F. 1891b. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1:289-328.
- Ameghino, F. 1893. Les premiers mammifères. Relations entre les mammifères diprodontes éocènes de l’Amérique du Nord et ceux de la République Argentine. *Revue Générale des Sciences pures et appliquées, Paris* (Francia) 4:77-81.

- Ameghino F. 1894. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259-452.
- Ameghino, F. 1895. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 15: 603-660.
- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine. (Deuxième contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 18: 406-521.
- Ameghino F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. En: *Segundo Censo Nacional de la República Argentina* 1:111-255. Buenos Aires.
- Ameghino F. 1899a. Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones). En: *Segundo Censo Nacional de la República Argentina* 1-13. Buenos Aires.
- Ameghino F. 1899b. On the primitive type of the plexodont molars of Mammals. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1899:555- 571.
- Ameghino, F. 1900-1902. L'âge des formations sédimentaires de Patagonia. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* L:109-130, 145-165, 209-229 (1900); LI: 20-39, 65-91 (1901); LII: 189-197, 244-250 (1901); LIV: 161-180, 220-249, 283-342 (1902a). (Separatas de 231 páginas fueron publicadas por esta revista en 1903).
- Ameghino F. 1902b. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 5-70.
- Ameghino F. 1902c. Première contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 71-138.
- Ameghino F. 1902d. Sur le type primitif des molaires plexodontes des mammifères. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3(1):419-439.
- Ameghino F. 1903. Los Diprotodontes del orden de los Plagiaulacoideos y el origen de los roedores y de los Polimastodontes. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 56:193-208.
- Ameghino F. 1904a. Paleontología Argentina: relaciones filogenéticas y geográficas. *Publicación de la Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Físico-Matemáticas* 2: 1-79.



- Ameghino F. 1904b. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 56: 192-208 (1903); 57: 162-175, 327-341 (1904); 58:35-71, 182-192, 225-291 (1904).
- Ameghino F. 1906. Les formations sédimentaires du Cretacé superieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continents. *Anales del Museo Nacional Historia Natural Buenos Aires* 15: 1-568.
- Aplin, K. P. and Archer, M. 1987. Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification. En: M. Archer (ed.) *Possums and Opossums: studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales (Sydney), pp. xv-lxxii.
- Archer, M. 1978. The nature of the molar-premolar boundary in marsupials and a reinterpretation. of the homology of marsupial cheekteeth. *Memoirs of the Queensland Museum* 18: 157-164.
- Archer, M. 1984. The Australian marsupial radiation. En: Archer and G. Clayton (eds.) *Vertebrate zoogeography and evolution in Australasia*. Hesperian Press (Perth), pp 633- 808.
- Asher, R. J., Horovitz, I. y Sánchez-Villagra, M. R. 2004. First combined cladistic analysis of marsupial mammal interrelationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 240-250.
- Barkley, L. J. y Whitaker Jr., J. O. 1984. Confirmation of *Caenolestes* in Perú with information on diet. *Journal of Mammalogy* 65 (2): 328-330.
- Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology* 31: 223-227.
- Bensley 1903. On the evolution of the Australian Marsupialia: with remarks on the relationships of the marsupials in general. *Transactions of the Linnean Society of London* 9: 83-217.
- Birney, E. C., Sikes, R. S., Monjeau, J. A., Guthmann, N. y Phillips, C. J. 1996. Comments on Patagonian marsupials of Argentina. En: HH Genoways y RJ Baker (eds.) *Contributions in Mammalogy*, a Memorial Volume honoring Dr. J. Knox Jones Jr., Museum of Texas Tech University pp.149-154.
- Bown, T.M. y Larriestra, C.N.1990. Sedimentary paleoenvironments of fossil platyrrhine localities, Miocene Pinturas formation, Santa Cruz Province, Argentina. *Journal of Human Evolution* 19:87-119.
- Bown, T. M. y Fleagle, J. G. 1993. Systematics, Biostratigraphy, and Dental Evolution of the Palaeothentidae, Later Oligocene to Early-Middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) Caenolestoid Marsupials of South America. *Journal of Palaeontology* supplement Memoir 29, 67 (2) II: 1-76.

- Bown, T.M., Larriestra, C.N., Powers, D.W., Naesser y Tabutt, K. 1988. New information on age, correlation, and paleoenvironments of fossil platyrrhine sites in Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:9A.
- Bonaparte, J.F., Van Valen, L.M. y Kramartz, A. 1993. La Fauna local de Punta Peligro, Paleoceno inferior de la Provincia del Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monographs* 14: 1-61. University of Chicago, USA.
- Bond, M., Carlini, A. A., Goin, F. J., Legarreta, L., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R. y Uliana, M. A. 1995. Episodes in South American land mammal evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a Paleogene succession from Central Patagonia. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew, 1994) *Actas*, 47-58.
- Bondesio, P., Laza, J. H., Scillato Yané, G. J., Tonni, E. P. y Vucetich, M. G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno Temprano) de la Provincia de Buenos Aires. *II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978) *Actas* 3: 101-127.
- Broom, R. 1911. On the affinities of Caenolestes. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 36: 315-320.
- Brower, A. V. Z., y Schawaroch, V. 1996. Three steps of homology assessment. *Cladistics* 12: 265-272.
- Brown, B. E. 2004. Atlas of New World Marsupials. *Fieldiana Zoology, new series* 102: 308 pp.
- Bryant, D. 2002. A classification of consensus methods for phylogenetics. En *Bioconsensus*, DIMACS Series in Discrete Mathematics and Theoretical Computer Science. AMS Press, New York (61): 163-184.
- Bryant, H. N. 1989. An evaluation of cladistic and character analyses as Hypothetico- Deductive procedures, and the consequences for character weighting. *Systematic Zoology* 38 (3): 214-227.
- Bublitz, J. 1987. Untersuchungen zur Systematik der Rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898: Unter Verwendung craniometrischer Methoden. *Bonner Zoologische Monographien* 23:1-96.
- Burk, A., Westerman, M., Kao, D. J., Kavanagh, J. R. y Springer, M. S. 1999. An Analysis of Marsupial Intraordinal Relationships Based on 12S rRNA, tRNA Valine, 16S rRNA, and Cytochrome *b* Sequences. *Journal of Mammalian Evolution* 6 (4):317-334.
- Burnaby, T. P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. *Biometrics* 22: 96-110.

- Campbell K. E. Jr., 2004. The Santa Rosa Local Fauna: A summary. En: Kenneth E. Campbell Jr. (Ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series 40: 155-163.
- Campbell, K. E. Jr., Frailey, C. D. y Romero-Pittman, L. 2004. The Paleogene Santa Rosa Local Fauna of Amazonian Perú: Geografic and Geologic setting. En: Kenneth E. Campbell Jr. (Ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series 40: 3-14.
- Carlini, A. A., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Bond, M., López, G., Reguero, M. y Scarano, A. 2005a. Mammalian biostratigraphy and biochronology at Gran Barranca: the standard reference section for the continental middle Cenozoic of South America. *XVI Congreso Geológico Argentino, Simposio Geología y Paleontología de la Gran Barranca: un modelo para el Cenozoico medio del Cono Sur Sudamericano*. Actas 4: 425-426.
- Carlini, A.A., Ciancio, M. y Scillato-Yané G.J. 2005b. Los Xenarthra de Gran Barranca: más de 20 Ma de historia. *XVI Congreso Geológico Argentino, Simposio Geología y Paleontología de la Gran Barranca: un modelo para el Cenozoico medio del Cono Sur Sudamericano*. Actas 4: 419-422.
- Cabrera, A. 1919. *Genera Mammalium: Monotremata, Marsupialia*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 232 pp.
- CAE, 1992. Código Argentino de Estratigrafía. Asociación Geológica Argentina, Serie B (Didáctica y complementaria) 20, 64 pp.
- Cifelli, R.L. 1985. Biostratigraphy of the Casamayoran, Early Eocene, of Patagonia. *American Museum Novitates* 2820: 1-26.
- Cifelli, R. L. y de Muizon, C. 1997. Tooth eruption and replacement pattern in early marsupials. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, París. Earth & Planetary Sciences* 326: 215-220.
- Cifelli, R. L., Rowe, T. B., Lockett, W. P., Banta, J., Reyes, R., Howes, R. I. 1996. Fossil evidence for the origin of the marsupial pattern tooth replacement. *Nature* 379: 715-718.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995a. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69 (1): 135-159.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995b. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32 (4): 369-374.

- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 40 (2): 167-173.
- Clemens, W.A. y Marshall, L. G. 1976. *Fossilium Catalogus I: Animalia. American and European Marsupialia*. W. Junk, the Hague 123: 1-114.
- Clemens, W.A. y J.A. Lillegraven. 1986. New Late Cretaceous, North American advanced therian mammals that fit neither the marsupial nor eutherian molds. *Contributions to Geology*, University of Wyoming, Special Paper 3: 55-85.
- Cock, A. G. 1966. Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *Quarterly Review of Biology* 41: 131-190.
- Colgan, D. J. 1997. Phylogenetic Studies of Marsupials Based on Phosphoglycerate Kinase DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11 (1): 13-26.
- Crisci, J. V. y Lopez Armengol, M. F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Serie didáctica, Secretaría General de la OEA.
- Crochet J.-Y. 1980. *Les Marsupiaux du Tertiaire d'Europe*. Editions de la Fondation Singer-Polinac, Paris, 279 pp.
- de Pinna M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- Dederer, P. H. 1909. Comparison of *Caenolestes* with Polyprotodonta and Diprotodonta. *The American Naturalist* 43: 614-618.
- Dumont, E. R. y Bown, T. M. 1997. New caenolestoid marsupials. En: R.Kay, R. H. Madden, R. L. Cofelli y J. J. Flynn (eds.) *Vertebrate paleontology in the neotropics. The Miocene fauna of La Venta* Washington y London, pp 207-212.
- Dumont, E. R., Strait, S.G. y Friscia, A.R. 2000. Abderitid marsupials from the Miocene of Patagonia: an assessment of form, function, and evolution. *Journal of Paleontology* 74 (6): 1161-1172.
- Eaton, J. G. 1993. Therian mammals from the Cenomanian (Upper Cretaceous) Dakota Formation, southwestern Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13:105-124
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18:374-385.
- Farris, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology* 31(3): 328-334.

- Farris, J.S., Källersjö, M., Kluge, A.G. y Bult, C. 1996. Permutations. *Cladistics* 1994 10(1): 65-76.
- Fidalgo, F., Laza, J. H., Porro, N. y Tonni, E. P. 1978. Algunas características de la Formación Arroyo Chasicó y sus relaciones geológicas. *VII congreso Geológico Argentino* (Neuquén, 1978) Actas I: 213-225.
- Fleagle, J. G. y Bown, T. M. 1983. New Primate Fossils from Late Oligocene (Colhuehuapian) Localities of Chubut Province, Argentina. *Folia Primatologica* 41: 240-266.
- Fleagle, J. G., Bown, T. M., Swisher, C. y Buckley, G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew, 1994), Actas 129-135.
- Flynn, J.J. y Swisher, C.III. 1995. Chronology of the Cenozoic South American Land Mammal Ages. En Berggren, W.A.; Kent, D.V.; Aubry, M. P.; Hardenbol, J. (eds.) *Geochronology, Time-Scales, and Global Stratigraphic Correlation*. Society for Sedimentary Geology (Society of Economic Paleontologists and Mineralogists), Special Publication 54: 317-333. Tulsa, Oklahoma.
- Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 1999. New marsupials from the Eocene-Oligocene transition of the Andean Main Range, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(3): 533-549.
- Flynn, J.J., and Wyss, A.R. 2004. A polydolopine marsupial skull from the Cachapoal Valley, Andean Main Range, Chile. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 285: 80-92.
- Flynn J.J., Novacek, M.J., Dodson, H., Frassinetti, D., McKenna, M.C., Norell, M.A., Sears, K.A., Swisher III, C.C. y Wyss, A.R. 2002. A new fossil mammal assemblage from the southern Chilean Andes: Implications for geology, geochronology, and tectonics. *Journal of South American Earth Sciences* 15 (3): 285-302.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R., Croft, D.A., and Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal 'Age'. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 229-259.
- Ganglebauer, L. 1899. Die Käfer von Mitteleuropa. Dritter Band, zweite Hälfte. Familienreihe *Clavicornia*. Wien. 3: 409-1046.
- Goin, F. J. 1991. *Los Didelphoidea [Mammalia, Marsupialia] del Cenozoico Tardío de la región pampeana*. La Plata: Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 1991.
- Goin, F. J. 2003. Early marsupial radiations in South America. En: M. Jones, C. Dickman, y M. Archer (eds.) *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*, pp. 30-42, CSIRO Publishing, Collingwood.

- Goin, F. J. y Candela, A. M. 1996. A new early Eocene polydolopimorphian (Mammalia, Marsupialia) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(2):292-296.
- Goin, F. J. y Candela, A. M. 1998. Dos nuevos marsupiales "Pseudodiprotodontes" del Eoceno de Patagonia, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica* 5: 30-12.
- Goin, F. J. y Candela, A. 2004. New Paleogene Marsupials from the Amazon Basin of Eastern Perú. En: Kenneth E. Campbell Jr. (ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series 40: 15-60.
- Goin, F. J., Pardiñas, U. F. J. y Lezcano, M. J. 1994. Un nuevo resto del cenoléstido Pliolestes Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 31 (1): 15-21.
- Goin F. J., Candela A. M., Bond M., Pascual R. y Escribano V. 1998. Una nueva "comadreja" (Mammalia, Marsupialia) del Paleoceno de Patagonia. En: *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica* 5: 71-78.
- Goin, F. J., Case, J. A., Woodburne, M. O., Vizcaino, S. F. y Reguero, M. A. 1999. New discoveries of "opossum-like" marsupials from Antarctica (Seymour Island, Middle Eocene). *Journal of Mammalian Evolution* 6: 335-365.
- Goin F. J., Montalvo C. I. y Visconti, G. 2000. Marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56: 101-126.
- Goin, F. J., Sánchez-Villagra M. R., Kay, R. F., Anaya-Daza, F. y Takai M. 2003. New palaeothentoid marsupial from the Middle Miocene of Bolivia. *Palaeontology* 46 (2): 307-315.
- Goin, F. J., Abello, A., Bellosi, E., Kay, R., Madden, R. y Carilini, A. 2007. Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense). Parte I: Introducción, Didelphimorphia y Sparassodonta. *Ameghiniana* 44 (1): 29-71.
- Goin, F. J., Sánchez-Villagra, M., Abello, A., Kay, R. F. (en prensa). A new generalized paucituberculatan marsupial from the Oligocene of Bolivia and the origin of 'shrew-like' opossums. *Palaeontology*.
- Goin, F. J., Candela, A. M., Abello, M. A. y Oliveira, E. V. MS-a- (Apéndice). Earliest (Paleocene) Paucituberculatans from Itaboraí (Brazil) and Central Patagonia (Argentina). Considerations on the origins, phylogeny, concept and extent of "pseudodiprotodont" marsupials .
- Goin, F. J., Abello, M. A. y Chornogubsky, L. MS-b- Middle Tertiary marsupials from Central Patagonia (Early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's *Grande Coupure*.

- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91
- Goloboff, P. A. 1998. Principios básicos de cladística. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, 81 pp.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. y Nixon, K. 2003. *Tree Analysis Using New Technology Version 1.0* ã Available from the authors and from <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>
- Gregory, W. K. 1910. *The orders of Mammalia*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 27:1-524.
- Hauser, D. L. y Presch, W. 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics* 7: 243-265.
- Hawkins J. A., Hughes, C. E. y Scotland, R. W. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. *Cladistics* 13: 275-283.
- Hennig W. H. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, 353 pp.
- Hershkovitz, P. 1982. The staggered marsupial lower third incisor (I<sub>3</sub>). *Geobios, memoire special* 6: 191-200.
- Hershkovitz, P. 1995. The staggered marsupial third lower incisor: hallmark of cohort Didelphimorphia, and description of a new genus and species with staggered i3 from the Albian (Lower Cretaceous) of Texas. *Bonner Zoologische Beitrage* 45:153-169.
- Horovitz, I. y Sánchez Villagra, M. R. 2003. A morphological analysis of marsupial ammal higher-level phylogenetic relationships. *Cladistics* 19: 181-212.
- Huxley, T. H. 1880. On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 43: 649-662.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematic mammalium et avium additis terminis zoographicis utrudque classis*. C. Salfeld, Berlin, Xviii +301 pp.
- Jansa, S. A. y Voss, R. S. 2000. Phylogenetic Studies on Didelphid Marsupials I. Introduction and Preliminary Results from Nuclear IRBP Gene Sequences. *Journal of Mammalian Evolution* 7 (1): 43-77.
- Jolicoeur, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19: 497-499.
- James, F. C. y McCulloch, Ch. C. 1990. Multivariate analysis in Ecology and Systematics: panacea or pandorax's box?. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 129-166.

- Kay, R.F., MacFadden, B.J., Madden, R.H., Anaya, F., y Farrar, E. 1995. New radiometric dates confirm late Oligocene age of Deseadan Salla Beds, and the oldest known South American primate. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 38A.
- Kay, R.F., MacFadden, B.J., Madden, R.H., Sandeman, H., Anaya, F. 1998. Revised age of the Salla Beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American land mammal "Age". *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 189-199.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Heizler, M. y Sandeman, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Science* 96 (23): 13.235-13.240.
- Kenneth, E. C. Jr., Frailey, C. D. y Romero-Pittman, L. 2004. The Paleogene Santa Rosa Local Fauna of amazonian Perú: Geographic and Geological Setting. En: Kenneth E. Campbell Jr. (ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series 40: 3-14
- Kearny, M. 2002. Fragmentary taxa, missing data, and ambiguity: mistaken assumptions and conclusions. *Systematic Biology* 51(2): 369-381.
- Kearney, M. y Clark, J. M. 2003. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Palaeontology* 23 (2): 263-274.
- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R.L., y Luo, Z.-X. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, Evolution, and Structure*. Columbia University Press, New York, 630 pp.
- Kirsch, J. A. W. 1968. Prodrum of the comparative serology of Marsupialia. *Nature* 217 (5127): 418-420.
- Kirsch, J. A. W. 1969. Serological data and phylogenetic inference: the problem of rates of change. *Systematic Zoology* 18 (3): 297-311.
- Kirsch, J. A. W. 1977 a. The classification of marsupials with special reference to karyotypes and serum proteins. En: D. Hunsaker (ed) *The Biology of Marsupials*. Academic Press, New York, pp 1-50.
- Kirsch, J. A. W. 1977 b. The comparative serology of Marsupials, and a classification of marsupials. *Australian Journal of Zoology supplementary series* 52, 1-152.
- Kirsch, J. A. W. y Waller, P. F. 1979. Notes on the trapping and behavior of the Caenolestidae (Marsupialia). *Journal of Mammalogy* 60 (2): 390-395.
- Kirsch, J. A. W., Dickerman, A. W., Reig, O. A. y Springer, M. S. 1991. DNA hybridization evidence for the Australasian affinity of the American marsupial *Dromiciops australis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88: 10465-10469.



- Kirsch, J. A. W., Lapointe, F. J. y Springer, M. S. 1997. DNA-hybridization Studies of Marsupials and their Implications for Metatherian Classification. *Australian Journal of Zoology* 45: 211-180.
- Klingenberg, C. P. 1996. Multivariate allometry. En: *Advances in Morphometrics*. L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P Naylor and D. E. Slice (eds.): 23-49. Plenum Press. New York and London.
- Klingenberg, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*, 73: 79-123.
- Kornet, D. J. y Turner, H. 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 48(2): 365-379.
- Kovach, W. L. 1999. *MVSP – A Multivariate Statistical Package for Windows*, version 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.
- Kraglievich, L. 1931. Cuatro notas paleontológicas sobre *Octomyiodon aversus* Amegh., *Argyrolagus palmeri* Amegh., *Tetrastylus montanus* Amegh. y *Muñizia paranensis* n. gen., n. sp. *Physis* 10: 242-266.
- Kraglievich, J. L. 1930. La Formación Friaseana del Río Frias, Río Fenix, Laguna Blanca, etc., y su fauna de mamíferos. *Physis, Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales* 10:127-161.
- Kraglievich, J. L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Montehermoso y Chapadmalal deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. El Siglo ilustrado, Montevideo 136 pp.
- Kraglievich, J. L. 1951. Contribución al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. I. Diagnósis previa de un nuevo primate fósil del Oligoceno Superior (Colhuehuapiano) de Gaiman, Chubut. Comunicaciones del Instituto Nacional de Investigaciones Naturales, serie Ciencias Zoológicas, II (5):55-82.
- Kraglievich, J. L. 1953. Contribución al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. II. La posición sistemática de *Homunculites pristinus* Amegh. , supuesto primate del Oligoceno Superior (Colhuehuapiano). *Anales del Museo Nahuel Huapi* 3:37-62.
- Krajewski, C., Buckley, L. y Westerman, M. 1997. DNA phylogeny of marsupial wolf resolved. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 264: 911-917.
- Kramarz, A. G. y Bellosi, E. S. 2004. Hystricognath rodents from the Pinturas Formation, Early-Middle Miocene of Patagonia, biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 18:199-212.

- Kramarz, A. G. y Bond, M. 2004. Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia. *Ameghiniana* 42 (3): 611-627
- Lapointe, F. J., y Kirsch J. A. W. 2001. Construction and verification of a large phylogeny of Marsupials. *Australian Mammalogy* 23: 9-22.
- Lee, Dong-Chan y Bryant, H. N. 1999. A reconsideration on the coding of inapplicable characters: assumptions and problems. *Cladistics* 15: 373-378.
- Loomis, F. B. 1914. *The Deseado Formation of Patagonia*. Concord, New Haven. 232 pp.
- López, G, Bond, M., Reguero, M., Gelfo, J. y Kramarz, A. 2005. Los ungulados del Eoceno-Oligoceno de la Gran Barranca, Chubut. *XVI Congreso Geológico Argentino, Simposio Geología y Paleontología de la Gran Barranca: un modelo para el Cenozoico medio del Cono Sur Sudamericano*. Actas 4: 415-418.
- Luckett, W. P. 1993. F. S. Szalay, M. J. Novacek y M. C. MacKenna (eds.) An ontogenetic assessment of dental homologies in therian mammals. En: *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians and Marsupials*, Springer-Verlag, New York, pp 182-204.
- Luckett, W. P. 1994. Suprafamilial Relationships Within Marsupialia: Resolution and Discordance from Multidisciplinary Data. *Journal of Mammalian Evolution* 2 (4): 255-283.
- Luckett, W. P. y Hong, N. 2000. Ontogenetic Evidence for Dental Homologies and Premolar Replacement in Fossil and Extant Caenolestids (Marsupialia). *Journal of Mammalian Evolution* 7 (2): 109-127.
- Lydekker, R. 1887. Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History). Cromwell Road, S. W. Part V. Containing the Group Tillodonta, the Orders Sirenia, Cetacea, Edentata, Monotremata, and supplement. London, the Trustees of the British Museum (Natural History) 355 pp.
- MacFadden, B. J., Anaya, F., Perez, H., Naeser, C. W., Zeitler, P. K. y Campbell, K. E. J. 1990. Late Cenozoic paleomagnetism and chronology of Andean basins of Bolivia: evidence for possible oroclinal bending. *Journal of Geology* 98:541-555.
- MacLachlan, R. 1895. Some new species of Odonata of the "legion" Lestes, with notes. *Annals and Magazine of Natural History* 16: 19-28.
- Madden, R. H., Guerrero, J., Kay, R. F., Flynn, J. J., Swisher III, C. C. y Walton, A. H. 1997. The Laventan Stage and Age. En: R. F. Kay, R. H. Madden, R. H. Cifelli, y J. J. Flynn (eds.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp 499-519.

- Madden, R.H., Bellosi, E., Carlini, A.A., Heizler, M., Vilas, J.J., Re, G.H., Kay, R.F. y Vucetich, M.G. 2005. Geochronology of the Sarmiento Formation at Gran Barranca and elsewhere in Patagonia: calibrating Middle Cenozoic mammal evolution in South America. *XVI Congreso Geológico Argentino, Simposio Geología y Paleontología de la Gran Barranca: un modelo para el Cenozoico medio del Cono Sur Sudamericano. Actas* 4: 411-412.
- Maddison, W. P. 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42 (4): 576-581.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- Marshall, L. G. 1976. On the affinities of *Pichipilus osborni* Ameghino 1890 (Marsupialia, Caenolestidae) from the Santa Cruz beds of southern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 13 (1): 56-64.
- Marshall, L. G. 1979. Evolution of metatherian and eutherian (mammalian) characters: A review based on cladistic methodology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 66: 369-410.
- Marshall, L. G. 1980. Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana Geology, new series* 5: 1-145.
- Marshall, L. G. 1982a. Systematics of the extinct South American marsupial family Polydolopidae. *Fieldiana Geology, new series* 12: 1-109.
- Marshall, L.G. 1982b. Systematics of the South American marsupial family Microbiotheriidae. *Fieldiana Geology* 10: 1-75.
- Marshall, L. G. 1987. Systematics of itaboraian (Middle Paleocene) Age "opossum-like" marsupials from the limestone quarry at São José de Itaboraí, Brazil. En: M. Archer (ed) *Possums and Opossums: studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales (Sydney) pp. 91-160.
- Marshall, L. G. 1990. Fossil Marsupialia from the type Friasina Land Mammal Age (Miocene), Alto Río Cisnes, Aisen, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17 (1): 19-55.
- Marshall, L. G. y Pascual, R. 1977. Nuevos marsupiales Caenolestidae del 'Piso Notohipidense' (SW de Santa Cruz, Patagonia) de Ameghino. Sus aportaciones a la cronología y evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata 'Lorenzo Scaglia'* 2(4): 91-122.

- Marshall, L.G., y Tedford, R.H. 1978. Caenolestidae Trauessart, 1898, and Palaeonthentidae Sinclair, 1906 (Mammalia) proposed conservation under plenary powers. Z.N. (S.) 2214. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 35(1):58-64.
- Marshall L. G. y Muizon C. de 1988. The dawn of the age of mammals in South America. *National Geographic Research* 4: 23-55.
- Marshall, L. G. y Muizon, C de. 1995. Part II: The skull, En: *Pucadelphys andinus (Marsupialia, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia*. Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle, 165: 21-90.
- Marshall, L.G., Pascual, R., Curtis, G.H. y Drake, R.E. 1977. South American geochronology: radimetric time scale for middle to late Tertiary mammals bearing horizons in Patagonia. *Science* 195: 1325- 1328.
- Marshall, L.G., Hoffstetter y R., Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire* 1-93.
- Marshall, L.G., Cifelli, R.L., Drake, R.E. y Curtis, G.H. 1986a. Vertebrate paleontology, geology and geochronology of the Tapera de López and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology* 60: 920-951.
- Marshall, L. G., Drake, R. E., Curtis, G. H., Butler, R. F., Flanagan, K. M. y Naeser, C. W. 1986b. Geochronology oy Type Santacrucian (Middle Tertiary) Land Mammal Age, Patagonia, Argentina. *Journal of Geology* 94: 449-457.
- Marshall, L. G., Case, J. A. y Woodburne M. O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. En: Genoways, H. (ed.) *Current Mammalogy*, vol. 2. H. Plenum Press, New York, pp. 433-502.
- Matthews, S.C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Paleontology* 16, 713-719.
- Mazzoni, M. M. 1993. Sedimentación colloncureense en las provincias de Río Negro y Neuquén. X Jornadas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 30 (3): 351
- Meserve, P. L., Murúa, R., Lopetegui O. y Rau, J. R. 1982. Observations on the small mammal fauna of a primary temperate rain forest in Southern Chile. *Journal of Mammalogy* 63 (2): 315-317.
- Moreno, F. P. 1882. Patagonia, resto de un antiguo continente hoy sumerjido. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 14: 97-131.
- Morrone, J. J. 2000. *El lenguaje de la Cladística*. Universidad Autónoma de México, 109 pp.

- Muizon C de. 1991. La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno inferior, Formacion Santa Lucia), Bolivia. En: Suarez-Soruco, R. (ed.) *Fósiles y facies de Bolivia. 1 Vertebrados*. Revista Técnica de Yacimientos Petroleros Fiscales de Bolivia 12: 575–624.
- Muizon, C. de y Cifelli, R. L. 2000. The “condylarths” (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia): implications on the origin of the South American ungulates. *Geodiversitas* 22 (1): 47-150.
- Nixon, K. C. 1999. *Winclada* (BETA) ver. 0.9.9 published by the author, ITHACA, NY.
- Nixon, K. C. y Davis, J. I. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics* 7: 233-241.
- Nixon, K. C., y Carpenter J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's mammals of the World. Vol I*. Johns Hopkins University press. Baltimore and London. 642pp.
- Oehser, P. H. 1934. Another new generic name for a South American marsupial. *Journal of Mammalogy* 15:240.
- Oliveira, E. V. y Goin, F. J. 2005. Marsupiais do início do Terciário do Brasil: origem, irradiação e história biogeográfica. En: Nilton Cáceres, E. Monteiro Filho (Eds). *Marsupiais do Brasil*. Brasília: Editora UFSM, p.p. 299-320.
- Oliveira, E. V. 1998. Taxonomia, Filogenia e Paleobiogeografia de marsupiais "Poliprotodontes" do Mesopaleoceno da Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. Tesis inédita, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Tesis inédita, 327 pp.
- Oliveira, E., Goin, F. J. y Candela, A. 1996. Un nuevo marsupial “Pseudodiprotodonte” del Paleoceno medio de Itaboraí (Brasil). Consideraciones sobre el origen, radiación y heterocronía en los Paucituberculata. *Ameghiniana* 33 (4): 468.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1997. Análisis cladístico, paleoecología y extinción de la subfamilia Pichipilinae (Marsupialia, Caenolestidae). *Estudios Geológicos* 53: 55-67.
- Ortiz Jaureguizar, E. 2003. Relaciones de similitud, paleoecología y extinción de los Abderitidae (Marsupialia, Paucituberculata). *Coloquios de Paleontología* Volumen Extraordinario 1: 475-498
- Ortiz Jaureguizar, E. y Cladera, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66(3): 498-532.

- Osborn, H. F. 1910. *The Age of Mammals in Europe, Asia and North America*. US. Macmillan, New York, 635 pp.
- Osgood, W. H. 1921. A monographic study of the American Marsupial, *Caenolestes*. *Field Museum. of Natural History (Zoological Series)* 14 (1):1-156.
- Osgood, W. H. 1924. Review of living caenolestids with description of a new genus from Chile. *Field Museum of Natural History (Zoological Series)* 14 (2):165-173.
- Owen, R. 1866. *On the anatomy of Vertebrates*. Vol. II. Longmas Green, London. 293 pp.
- Palma, R. E. y Spotorno, A. E. 1999. Molecular Systematics of Marsupials Based on the rRNA 12S Mitochondrial Gene: The Phylogeny of Didelphimorphia and of the Living Fossil Microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13 (3): 525–535.
- Pascual, R. y Herrera, H. 1973. Adiciones al conocimiento de *Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia, Caenolestidae) del Plioceno Superior de la Argentina. *Ameghiniana* 10 (1): 36-50.
- Pascual, R. y Herrera, H. 1975. *Stilotherium* Ameghino, 1887, el más primitivo Caenolestidae conocido. Consideraciones sobre la transición Didelphidae-Caenolestinae (Marsupialia). *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán, 1974) *Actas* II: 417-430.
- Pascual, R. y Carlini A. A. 1987. A new Superfamily in the extensive radiation of South American Paleogene marsupials. *Fieldiana Zoology*, new series 39: 99-110.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1991. El ciclo faunístico Cochabambiano (Paleoceno Temprano): su incidencia en la historia biogeográfica de los mamíferos sudamericanos. En: Suarez Soruco (ed.), *Fósiles y Facies de Bolivia. Volume I: Vertebrados*. Revista Técnica de YPF 12 (3-4): 559-574.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J. Gondar, D. y Tonni, E. P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires* VI: 165-193.
- Pascual R., Ortiz Jaureguizar E. y Prado J. L. 1996. Land Mammals: Paragigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Munchner Geowiss. Abh, (A)* 30: 265-319.
- Paula Couto, C. de. 1952 a. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic of Brazil. Marsupialia: Polydolopidae and Borhyaenidae. *American Museum Novitates* 1559: 1-27.

- Paula Couto, C. de. 1952 b. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Didelphidae. *American Museum Novitates* 1567, pp. 1-26.
- Paula Couto, C. de. 1961. Marsupiais fósseis do Paleoceno do Brasil. *Anales de la Academia Brasileira de Ciências* (3/4): 321-333.
- Paula Couto, C. de. 1962. Didelfideos fósiles del Paleoceno de Brasil. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigacion de Las Ciencias Naturales* 8 (12): 133-166.
- Paula Couto, C. de. 1970. News on the fossil marsupials from the Riochican of Brazil. *Anales de la Academia Brasileira de Ciências* 42 (1): 19-34.
- Patterson, B. 1952. Un nuevo y extraordinario marsupial deseadiano. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradición de Mar del Plata* 1: 39-44.
- Patterson, B. y Marshall, L. G. 1978. The Deseadan, Early Oligocene Marsupialia of South America. 1978. *Fieldiana, Geology* 41:37-100.
- Patterson, B. D. y Gallardo, M. H. 1987. *Rhyncholestes raphanurus*. *Mammalian Species* 286:1-5.
- Platnick, N. I. 1977. Cladograms, Phylogenetic Trees, and Hypothesis Testing. *Systematic Zoology* 26 (4): 438-442.
- Platnick, N. I., Griswold, C. E. y Coddington, J. A. 1991. On missing entries in cladistic analysis. *Cladistics* 7: 337-343
- Rae, T. C., Bown, T. M. y Fleagle, J. G. 1996. New Palaeothentid Marsupials (Caenolestidae) from the Early Miocene of Patagonian Argentina. *American Museum Novitates* 3165: 1-10
- Ramos, V. A. 1976. Estratigrafía de los lagos La Plata y Fontana, Provincia de Chubut, Argentina. *I Congreso Geológico Chileno* (Santiago, 1976), *Actas*, I (A): 43-64.
- Ramos, V. A. 1989. Andean foothills structures in northern Magallanes Basin, Argentina. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 73: 887-903
- Re, G.H., Madden, R., Heizler, M., Vilas, J. F. y Rodriguez M. E. 2005. Polaridad magnética de las sedimentitas de la Formación Sarmiento (Gran Barranca del Lago Colhue Huapi, Chubut, Argentina). *XVI Congreso Geológico Argentino, Simposio Geología y Paleontología de la Gran Barranca: un modelo para el Cenozoico medio del Cono Sur Sudamericano*. Actas 4: 387-394.

- Redford, K. M. y Eisenberg, J. K. 1992. *Mammals of the Neotropics. Vol 2 The Southern Cone*. University of Chicago press. Chicago and London. 430 pp.
- Reig, O. A. 1955. Un nuevo género y especie de cenolestinos del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 10: 60-71.
- Reig, O. A. 1957. Sobre la posición sistemática de *Zygolestes paranensis* Amegh. y de *Zygolestes entrerrianus* Amegh., con una reconsideración sobre la edad y correlación del Mesopotamiense. *Holmbergia* 5:209-226.
- Reig, O. A., Kirsch, J. A. W. y Marshall. L. G. 1987. Systematic relationships of the living and Neocenoic "opossum-like" marsupials (suborder Didelphimorpha), with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleogene New World and European metatherians. En: M. Archer (ed.) *Possums and Opossums: studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales (Sydney) Pp. 1-89.
- Reist, J. D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1429- 1439.
- Ride, W. D. L. 1962. On the evolution of Australian marsupials. En: G. W. Leeper (ed) *The Evolution of the Living Organisms* Melbourne University Press (Melbourne) pp. 281-306.
- Ride, W. D. L. 1964. A review of Australian fossils marsupials. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 47 (4): 97-131.
- Retief, J.D., Krajewski, C., Westerman, M., Winkfein, R.J.y Dixon,G.H. 1995. Molecular phylogeny and evolution of the marsupial protamine P1 genes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 259: 7-14.
- Roger, O. 1896. Verzeich der bisher bekannten fossilen Säugethiere. New Zusammenstellt von Dr. Otto Roger. (I Theil). Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben und Neuburg, 32: 1-40.
- Rusconi, C. 1933. Nuevos restos de monos fósiles del Terciario antiguo de la Patagonia. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 116:286-289.
- Rusconi, C. 1936. La supuesta afinidad de *Argyrolagus* con los Typotheria. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 33:173-182.
- Savage, D.E. 1962. Cenozoic geochronology of the fossil mammals of the Western Hemisphere. *Revista Museo Argentina Ciencias Naturale "Bernardino Rivadavia"* Ciencia Zoológica 8: 53-67.
- Sánchez Villagra, M. R. 2001. The phylogenetic relationships of argyrolagid marsupials. *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 481-496.



- Shockey, B. J., Hitz, R. y Bond, M. 2004. Paleogene Notoungulates from Amazon Basin of Perú. En: Kenneth E. Campbell Jr. (ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series 40: 61-69.
- Simpson, G.G. 1928. Affinities of the Polydolopidae. *American Museum Novitates* 323: 1-13.
- Simpson, G.G. 1930. Post- Mesozoic Marsupialia. En: J. F. Pompeckj (ed.) *Fossilium Catalogus I: Animalia*, pars 47. Berlin.
- Simpson, G.G. 1932. Some new or little-known marsupials from the *Colpodon* beds of Patagonia. *American Museum Novitates* 575: 1-12.
- Simpson, G.G. 1933. The "Plagiaulacoid" type of mammalian dentition. *Journal of Mammalogy* 14 (2): 97-107.
- Simpson, G. G. 1935. Early and Middle Tertiary geology of the Gaiman region, Chubut, Argentina. *American Museum Novitates* 775: 1-29.
- Simpson, G. G. 1939. The development of Marsupials of South America. *Physis* 14:373-398.
- Simpson, G. G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 83 (5):649-709
- Simpson, G. G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York. 237 pp.
- Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-350.
- Simpson, G. G. 1948. The beginning of the Age of Mammals in South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91:1-232.
- Simpson, G. G. 1953. *The major features of evolution*. Columbia University Press, New York. 434 pp.
- Simpson, G. G. 1967a. The beginning of the age of mammals in South America. Part. 2. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 137: 1-259.
- Simpson, G. G. 1967 b. The Ameghinos' localities for early Cenozoic Mammals in Patagonia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 136 (4):63-76.
- Simpson, G. G. 1970 a. Addition to knowledge of *Groeberia* (Mammalia, Marsupialia) from the Mid-Cenozoic of Argentina. *Breviora* 362: 1-17.

- Simpson, G. G. 1970 b. The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 139 (1): 1-86.
- Sinclair, W. J. 1905. The marsupial fauna of the Santa Cruz Beds. *Proceedings American Philosophical Society* 49: 73-81.
- Sinclair, W. J. 1906. Marsupialia. En: *Reports of the Princeton University Expeditions of Patagonia 1896-1899. Mammalia of the Santa Cruz Beds*. IV (III): 333-460. Princeton University, Princeton, New Jersey.
- Scillato Yané, G. J. 1977. Sur quelques Gliptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocène inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris* 487 (64): 249-262.
- Soria, M.F. 2001. Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1-167.
- Springer, M., Westerman, M. y Kirsch, J. A. W. 1994. Relationships among orders and families of marsupials based on 12S ribosomal DNA sequences and the timing of the marsupial radiation. *Journal of Mammalian Evolution* 2:85-115.
- Springer, M. S., Kirsch J. A. W y Case, J. A. 1997. The chronicle of marsupial evolution. En: Givnish, T. J., Sytsma K. (eds.) *Molecular evolution and Adaptive radiation*. Cambridge University Press, New York pp. 129-161.
- Strong, E. E. y Lipscomb, D. 1999. Character coding and inapplicable data. *Cladistics* 15: 363-371.
- Szalay, F. S. 1982 a. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. En: M. Archer (ed.) *Carnivorous marsupials*. Royal Zoological Society of New South Wales (Sydney) 2: 621-640.
- Szalay, F. S. 1982 b. Phylogenetic relationships of the Marsupials. *Geobios. Mémoire Special*, 6, 177-190.
- Szalay, F.S. 1993. Metatherian taxon phylogeny: evidence and interpretation from the cranoskeletal system. En: F.S. Szalay, M.J. Novacek, and M.C. McKenna (eds.) *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*. Springer-Verlag, New York, pp. 216-242.
- Szalay, F. S. 1994. *Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters*. Cambridge University Press, New York, 481 pp.
- Tate, G. H. H. 1934. New generic names for two South American marsupials. *Journal of Mammalogy* 15 (2): 154.

- Tejedor, M. F., Goin F. J., Gelfo, J. N., López, G., Bond M., Carlini A. A., Scillato-Yané, G. J., Woodburne, M., Chornogubsky, L., Aragón, E., Reguero, M., Czaplewski, N., Vincona, S., Martin, G. y Ciancio, M. New South American Land Mammal Age from the Eocene of Patagonia, Argentina. Enviado para su publicación *Bulletin of the American Museum of Natural History*.
- Thomas, O. 1895 a. Descriptions of four small mammals from South America, including one belonging to the peculiar marsupial genus "*Hyracodon*", Tomes. *Annals and Magazine of Natural History* 16 (6): 367-370.
- Thomas, O. 1895 b. On *Caenolestes*, a still existing survivor of the *Epanorthidae* of Ameghino, and the representative of a new family of recent marsupials. *Proceedings of the Zoological Society of London* 870-878 pp.
- Thomas, O. 1917. Preliminary diagnosis of a new mammals obtained by thr Yale-National Gepgraphic Society Peruvian Expedition. *Smithsonian Misc. Collect*, 68 (4): 1-3.
- Thorpe, R. S. 1988. Multiple group principle component analysis and population differentiation. *Journal of Zoology*, London, 216: 37-40
- Tomes, R. F. 1860. Notes on a Second Collection of Mammalia made by Mr. Fraser in the Republic of Ecuador. *Proceedings of the Zoological Society of London* pp. 211-221.
- Tomes, R. F. 1863. Notice of a new American form of marsupial. *Proceedings of the Zoological Society of London*. pp. 50-51.
- Tonni, E. P. y Quiroga, J. C. 1987. Esquema de estratigrafía mamiferiana para el Cenozoico de America del Sur. *Anais X Congresso Brasileiro de Paleontologia* (Rio de Janeiro, 1987) 1:215-220.
- Tonni, E. P., Scillato Yané, G., Cione, A. L. y Carlini, A. A. 1998. Bioestratigrafía del Mioceno continental en el curso inferior del Arroyo Chasicó, Provincia de Buenos Aires. VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Bahia Blanca, 1998), 135.
- Trouessart, E. L. 1898. *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium*. nova editio R. Friedländer & Sohn, Berlin, 2 (5), pp. 665-1264.
- Vucetich, M. G. y Verzi, D. H. 1996. A peculiar octodontoid (Rodentia, Caviomorpha) with terraced molars from the Lower Miocene of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (2): 297-302.
- Vucetich, M. G., Mazzoni, M. M. y Pardiñas, U. F. J. 1993. Los roedores de la Formación Collón-Curá (Mioceno Medio), y la Ignimbrita Pilcaniyeu. Cañadón del Tordillo. Neuquén. *Ameghiniana* 30(4): 361-381.

- Vucetich, M.G., Vieytes, E. C., Kramarz, A. y Carlini, A.A. 2005. Los roedores caviomorfos de Gran Barranca: aportes bioestratigráficos y paleoambientales. *XVI Congreso Geológico Argentino*, Simposio Geología y Paleontología de la Gran Barranca: un modelo para el Cenozoico medio del Cono Sur Sudamericano. Actas 4: 413-414.
- Weber, M., 1904. *Die Säugethiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia*. Jena, 866 pp.
- Wible, J. R. 2003. On the cranial osteology of the short-tailed opossum *Monodelphis brevicaudata* (Didelphidae, Marsupialia). *Annals of Carnegie Museum*, 72:137-202.
- Wiens, J. J. 2003. Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem?. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (2): 397-310.
- Wilkinson, M. 1994. Common cladistic information and its consensus representation: Reduced Adams and reduced cladistic consensus trees and profiles. *Systematic Biology* 43: 343-368.
- Wilkinson, M. 1995. Coping with missing entries in phylogenetic inference using parsimony. *Systematic Biology* 44: 501-514.
- Wilkinson, M. 2001. *TAXEQ3*. Software and documentation. The Department of Zoology, Natural History Museum, London.
- Wilkinson, M. 2003. Missing entries and multiple trees: instability, relationships, and support in parsimony analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (2): 311-323.
- Wilkinson, M. y Thorley, J. L. 2001. Efficiency of Strict Consensus Trees. *Systematic Biology* 50 (4): 610-613.
- Winge, H. 1893. *Jordfunde og nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagoa Santa, Mina Gerais, Brasilien*, E. Museu Lundii, Copenhagen, 2 (2): 1-149.

## Leyendas de las figuras

### Mapas

Figura 1. Distribución de los Paucituberculata actuales. *Caenolestes* (a), *Lestoros* (b) y *Rhyncholestes* (c). Modificado de Bublitz (1987).

Figura 2. Localidades sudamericanas con Paucituberculata extintos (excepto Argentina).

Figura 3. Localidades argentinas con Paucituberculata extintos. Detalle de la Argentina incluyendo la zona sur de las provincias de Buenos Aires y La Pampa, y las provincias patagónicas de Río Negro, Neuquén, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego.

- |                           |   |
|---------------------------|---|
| 1-Gran Barranca           | 15- Monte León                            |
| 2- La Barda               | 16- Monte Observación                     |
| 3- Valle Hermoso          | 17- La Cueva                              |
| 4- Cabeza Blanca          | 18- Río Gallegos                          |
| 5- Gaiman                 | 19- Qillik Aike (=Killik Aike=Ea. Felton) |
| 6- Sacanana               | 20- Río Chalia                            |
| 7- El Pajarito            | 21- Yegua Quemada                         |
| 8- Valle del Río Pinturas | 22- Corriguen- Aike                       |
| 9-Gobernador Gregores     | 23- Cañadón del Tordillo                  |
| 10- Lago Cardiel          | 24- Arroyo Chasicó                        |
| 11- Ea. La Cañada         | 25- Bajo Giuliani                         |
| 12- Karaiken              | 26- Laguna Chilhué                        |
| 13- Cerro Centinela       | 27- Paso del Médano y Paso de la Tufa     |
| 14- Estancia Josefina     |   |

### Patrones molares

Figura 4. Patrón molar generalizado de los Marsupialia: A, molar superior derecho en vista oclusal; B, molar inferior derecho en vista oclusal.

Figura 5. A, *Evolestes hadrommatos*, M2 izquierdo en vista oclusal (tomado de Goin *et al.*-en prensa-). B-C, *Stilotherium parvum*: B, M1 izquierdo en vista oclusal; C, M1 izquierdo en vista lingual. D-E, *Stilotherium dissimile*: D, m2 derecho en vista oclusal; E, m2 en vista labial.

Figura 6. A-B, *Phonocdromus* n. sp. A aff. *gracilis*: A, M1 izquierdo en vista oclusal; B, M1 izquierdo en vista lingual. C-D, *Pichipilus riggsi*: C, m2 derecho en vista oclusal; D, m2 derecho en vista labial. E-F, *Phonocdromus* n. sp. A aff. *gracilis*: E, p3-m1 en vista oclusal; F, p3-m1 en vista labial.

Figura 7. A-B, *Palaeothentes minutus*: A, M1 derecho en vista oclusal; B, M1 derecho en vista lingual. C-D, *Palaepanorthus primus*: C, M1 derecho en vista oclusal; D, M1 derecho en vista lingual. E-F, *Acdestis owenii*: E, M1 izquierdo en vista oclusal; F, M1 izquierdo en vista lingual.

Figura 8. A,C, *Acdestis owenii*: A, m1-2 derechos en vista oclusal; C, m1-2 derechos en vista labial; B, D-F, *Palaeothentes minutus*: B, m1-2 derechos en vista oclusal; D, m1-2 derechos en vista labial; E, p3-m1 izquierdos en vista labial; F, p3-m1 izquierdos en vista oclusal.

Figura 9. A-C, *Pitheculites minimus*: A, M1 derecho en vista oclusal; B, M1 derecho en vista lingual; C, M2 izquierdo en vista oclusal. D, *Parabderites bicrispatus*, M1 izquierdo en vista oclusal.

Figura 10. A, C-E, *Pitheculites minimus*: A, m2 derecho en vista oclusal; C, m1 izquierdo en vista posterior; D, m1 izquierdo en vista oclusal; E, m1 izquierdo en vista labial. B, *Abderites crispus*, m2 derecho en vista oclusal. F-G, *Parabderites bicrispatus*: F, p3-m1 en vista lingual; G, p3-m1 en vista

Abreviaturas: **ca**, cúspide anterobasal del p3; **cab**, cóngulo anterobasal; **cal**, cúspide anterolabial del trigónido; **calab**, cresta anterolabial del p3; **cali**, cresta anterolingual del p3; **cant**, cóngulo anterior; **cat**, cresta anterior del trigónido; **cl**, cresta labial; **claca**, cresta labial de la cúspide anterobasal del p3; **clica**, cresta lingual de la cúspide anterobasal del p3; **ccpme**, cúspide de la cresta premetaconular; **ccprdo**, cresta posterior del protocónido; **co**, cóstida oblicua; **cp**, cúspide principal del p3; **cpa**, cúspide parastilar; **cplab**, cresta posterolabial del p3; **cpli**, cresta posterolingual del p3; **cpmdo**, cresta posterior del metacónido; **cpme**, cresta premetaconular; **cpome**, cresta postmetaconular; **cpop**, cresta postparaconular; **cpost**, cóngulo posterior; **cprp**, cresta preparaconular; **cda**, entocrístida; **Ent**, entocónido; **Hip**, hipocónido; **Hip**, hipoconúlido; **Me**, metacono; **Medo**, metacónido; **melo**, metacónulo; **Pa**, paracono; **Pado**, paracónido; **palo**, paracónulo; **para**, paracrístida; **pc**, postcrístida; **pent**, postentocrístida; **pmda**, postmetacrístida; **pome**, postmetacrístida; **popr**, postprotocrístida; **ppa**, postparacrístida; **ppda**, postparacrístida; **Pr**, protocono; **prda**, postprotocrístida; **Prdo**, protocónido; **prepa**, preparacrístida; **prepr**, preprotocrístida; **preprda**, preprotocrístida; **prme**, premetacrístida; **proda**, protocrístida; **StA**, cúspide estilar A; **StB**, cúspide estilar B; **StC**, cúspide estilar C; **StD**, cúspide estilar D; **StC+D**, cúspides estilares C y D fusionadas.

## Mandíbulas

Figura 11. A-B, *Pitheculites minimus*: A, rama mandibular derecha en vista labial; B, rama mandibular en vista lingual. C-D, *Abderites crispus*: C, rama mandibular derecha en vista labial; D, rama mandibular en vista lingual. E-F, *Palaepanorthus primus*: E, rama mandibular derecha en vista labial; F, rama mandibular en vista lingual. G-H, *Parabderites bicrispatus*: G, rama mandibular izquierda en vista labial; H, rama mandibular en vista lingual.

## Análisis filogenético

Figura 12. Arbol de consenso estricto del análisis 1.

Figura 13. Arbol de consenso estricto del análisis 2.

Figura 14. Arbol de consenso estricto del análisis 3.

Figura 15. Arbol de consenso estricto del análisis 4.

En todos los árboles de consenso estricto los círculos blancos simbolizan caracteres homoplásicos y los círculos negros caracteres no homoplásicos. El número encima de cada círculo corresponde al del carácter y el ubicado debajo corresponde al número del estado del carácter. Los números debajo de cada nodo, separados por una barra, corresponden a los valores de soporte de *Jakknifing* (el anterior) y de grupos G-C (el posterior).

Figura 16. *Agreement subtree* 1.

Figura 17. *Agreement subtree* 2.

## Leyendas de las Láminas

### Lámina 1. Paucituberculata basales

*Riolestes capricornicus*: A, MCN-PV 1790, m1 izquierdo en vista oclusal (tomado de Goin *et al.*, MS-x-).

*Dracolestes lacustris*: B-E, B-C MLP 90-II-5-336, un M2 aislado en vista oclusal B y anterior C; D-E, MLP 90-II-5-300, un talónido derecho en vista oclusal D y lingual E (tomado de Goin *et al.*, MS-a-).

*Dracolestes?*: F-H, LIEB-PV 1135, maxilar izquierdo fragmentario con los M2-3 y parte de la corona y raíces del M4 en vistas oclusal F, oclusolingual G y anterior H (tomado de Goin *et al.*, MS-a-).

*Evolestes hadrommatos*: I, MNHN-Bol 96-400, vista oclusal de la serie superior con raíces de P1, fragmento de P2-M1 y M2-3 enteros (tomado de Goin *et al.* MS-a-).

“?Caenolestidae gen. *et* sp. indet.”: J-M. J-K, MPEF-PV 3849, M1 izquierdo en vista oclusal, J y lingual, K; MPEF-PV 3804, fragmento mandibular derecho con m3-4 en vista labial L y oclusal M (tomado de Goin *et al.* MS-a-).

#### Lámina 2. Caenolestidae actuales: *Rhyncholestes* y *Caenolestes*

*Rhyncholestes raphanurus*: A-B, D. MACN 20625, rama mandibular derecha en vistas labial, A, detalle vista lingual B y oclusal D; serie superior izquierda en vista lingual F y oclusal G.

*Caenolestes fuliginosus*: C, E, H-I. C, E, MACN 31114, detalle vista lingual de la rama mandibular derecha C, y vista oclusal de la rama mandibular derecha y porción distal de la rama mandibular izquierda, E; MACN 31143, serie superior izquierda en vistas lingual, H y oclusal, I.

#### Lámina 3. Caenolestidae extintos: *Stilotherium*

*Stilotherium dissimile*: A-F. A-B, ejemplar tipo MACN 8464, rama mandibular derecha con el i2, alvéolo del i3, 3 dientes unirradiculados y los p2-m4 completos en vistas oclusal A, labial B. MACN 8431, M1 derecho y MACN 8426, maxilar derecho con M2-3 en vistas lingual C-D y oclusal E-F.

*Stilotherium parvum*: G-P, G-I ejemplar tipo MPEF-PV 5830, una rama mandibular derecha con alvéolo del i2-3, dos alvéolos simples, raíz anterior y alvéolo posterior del p2, raíces del p3, m1-3 enteros y alvéolo del m4 en vistas, oclusal G, lingual H, labial I; J-L, MPEF-PV 4801, M2 derecho en vistas oclusal J, lingual K y posterior L; M-P, MPEF-PV 4861, M1 izquierdo en vistas oclusal M, lingual N, posterior O y anterior P.

*Stilotherium* aff. *parvum*: Q-S, MLP 77-VI-13-10, fragmento mandibular derecho con m3-4 y alvéolos del m2; en vistas oclusal Q, detalle de los m3-4 en vista lingual, vista labial S.



#### Lámina 4. Caenolestidae extintos: *Pliolestes*

*Pliolestes tripotamicus*: A-B, ejemplar tipo MACN 9971, un fragmento mandibular izquierdo conservando el p3 y el m2, alvéolos de los p1, p2, m1, m3 y parte del alvéolo del m4, detalle del m3 en vistas labial, A y oclusal B; C-D, MLP 57-VII-23-49, un fragmento anterior de la rama mandibular izquierda con el i2, 3 a.s. y m1 en vista labial, C y oclusal D; E-F, MLP 91-VII-2-1, un fragmento mandibular izquierdo conservando el m3, el alvéolo del m4 y la rama ascendente casi completa en vista oclusal E, detalle en vista labial, F.

*Pliolestes* cf. *tripotamicus*: G-H. MLP 94-II-I-120, rama mandibular derecha con i2, porción labial de dos a.s., dos a.s. enteros, alvéolos del p2 y p3-m4 muy gastados en vistas oclusal, G y labial, H.

*Pliolestes venetus*: I, L, GHUNLPam 2339, un fragmento mandibular izquierdo con porción basal del i2, cuatro a.s. y los p2-m1 completos en vistas, labial, I y oclusal, L.

Caenolestidae n. sp. aff. *Pliolestes tripotamicus*: J-K, MMP 975-M, un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los i2, p3-m2 y m4, m3 completo, detalle del m3 en vista oclusal J y labial K.

#### Lámina 5. Caenolestidae extintos: *Gaimanlestes* y *Caenolestoides*

*Gaimanlestes aktites* gen. et sp. nov.: A-E, A-C ejemplar tipo MPEF-PV 4849, fragmento de rama mandibular izquierda con los m1-3 y alvéolo del m4 en vistas labial A, lingual B y oclusal C; D-E, MPEF-PV 5735, una rama mandibular derecha con p3-m1 y alvéolos de los m2-4, detalle de los dientes en vista lingual D y oclusal E.

*Caenolestoides miocenicus* gen. et sp. nov: F-J, F-H tipo MPEF-PV 553, fragmento mandibular derecho con alvéolos de los i2, c y p1, fragmento de p2, raíces del p3 y raíz posterior del m1 y m2-4 completos en sus vistas oclusal F, labial G y lingual H; I-J, MLP 85-VII-3-9, fragmento mandibular derecho con m2 y alvéolos de los p3-m1, detalles del m2 en sus vistas oclusal I y lingual J.

Excepto las figuras D-E e I-J que tienen una escala propia, la escala de las restantes figuras corresponde a la de pie de página.

Lámina 6. Pichipilidae: *Pichipilus*

*Pichipilus osborni*: A-B, ejemplar tipo MACN 2073, fragmento mandibular izquierdo con m2-3 en vistas labial, A y oclusal, B.

*Pichipilus centinelus*: C-F, ejemplar tipo MLP 68-I-17-204, fragmento de rama mandibular izquierda con las raíces del p2 y m1-4 completos labial C y oclusal, F.

*Pichipilus* sp.: D-E, MSC 1, fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos del i2 y p3, trigónido y raíz posterior del m1, m2 completo y m3 entero pero muy gastado en vistas labial D y oclusal, E.

*Pichipilus riggsi*: G, ejemplar tipo FMNH P13639, rama mandibular izquierda con m2-4 en vista oclusal; H-I, MPEF-PV 4804, M1 derecho en vistas lingual, H y oclusal, I; M, O, MLP 82-V-2-114, fragmento mandibular izquierdo con m1-3 y alvéolos del m4 en vistas oclusal, M y labial, O; N, P, MPEF-PV 4705, rama mandibular derecha con alvéolos del i2, dos a.s. por delante del p2 y p2-m4 completos pero muy desgastados en vistas oclusal, N y labial, P.

*Pichipilus* aff. *riggsi* morfotipo A: J-L, MLP 77-VI-13-15, fragmento mandibular derecho con m2-3 y alvéolos del m4 en vistas lingual, J, labial K y oclusal L.

*Pichipilus? halleuxi*: Q-S, MNHN 534, fragmento mandibular derecho con m1 y p3 en vistas lingual, Q, oclusal, R y labial, S.

Lámina 7. Pichipilidae: *Phonocdromus*

*Phonocdromus gracilis*: A-B, ejemplar tipo MACN 8457, un fragmento mandibular izquierdo con raíz posterior de p3, m1-3 completos y alvéolos del m4 en vistas oclusal, A y labial, B.

*Phonocdromus?* sp. nov. A: C-D, MLP 82-V-2-113, rama mandibular izquierda con porción basal del i2, 4 alvéolos simples, raíz del ?p1 y p2-m3 completos y raíces del m4 en vistas oclusal, C y labial, D; E, G, MEF-PV 5684, rama mandibular derecha con los p3-m1, m3 y alvéolos de los m2 y m4 en vistas labial, E y oclusal, G; F, H, MPEF-PV 4812, M1 izquierdo aislado en vistas oclusal, F y lingual, H.

*Phonocdromus?* sp. nov. B: I-K, MPEF-PV 5679, fragmento mandibular izquierdo con el alvéolo del i2, cuatro alvéolos simples y p2-m1 completos en vistas oclusal, I, lingual, J y labial K; L-M, P, MPEF-PV 4692, m1 izquierdo, en vistas, oclusal, L, labial, M y lingual P; O, N, Q, MPEF-PV 4901, m2 izquierdo en vistas oclusal O, labial, N y lingual, Q.

## Lámina 8. *Pilchenia*

*Pilchenia lucina*: A-C. A-B, D, AC 3110 rama mandibular izquierda con p3-m4 en vistas lingual A, labial B y oclusal D. MPEF-PV 5768 maxilar derecho con P2-M4 completos en vista oclusolingual, C.

*Pilchenia boliviensis*: E-K. E-F, H ejemplar tipo PU 21977, fragmento mandibular derecho con p3-m1 en vistas lingual E, oclusal F y labial, H; G, I GB-SAL 621b, una rama mandibular izquierda con los p3-m4 completos en vistas labial G y oclusal I; J-K, GB-SAL 621a, un fragmento de paladar conservando la serie dentaria derecha compuesta por los P3-M3 y la serie dentaria izquierda por los P3-M2, detalle de la serie dentaria derecha en vistas lingual J, oclusal K.

*Pilchenia antiqua*: L-O, ejemplar tipo MPEF-PV 4490, un maxilar derecho con P3-M2 completos y los alvéolos y raíces del M3 en vistas oclusal L y lingual M; N-O, MPEF-PV 4235 m2 derecho en vistas oclusal N y labial O. (tomado de Goin *et al.* MS-b-)

*Pilchenia intermedia*: P-S. ejemplar tipo MPEF-PV 3836 M2 derecho en vistas oclusal P y lingual Q; MPEF-PV 3798 M1 derecho en vistas labial R, oclusal S. (tomado de Goin *et al.*, MS-b-).

Excepto las figuras L-S que tienen sus propias escalas, el resto de las figuras están a la escala de pie de página.

## Lámina 9. Palaeothentidae: *Carlothentes* y Palaeothentinae

*Carlothentes chubutensis*: ejemplar tipo MACN 52-378, rama mandibular derecha con la raíz posterior del ?p2, p3-m2 y m4 completos en vista oclusal, A.

*Palaepanorthus primus*: B-E; B-C, MACN 52-373 b, rama mandibular izquierda con las raíces del p3, m1-3 completos y alvéolos del m4 en vistas oclusal B y labial C; D-E, MPEF-PV 4652, M1 izquierdo en vistas lingual D y oclusal, E.

*Palaeothentes minutus*: F-L. F-H, tipo MACN 8464 rama mandibular derecha con porción basal del i2, ai3, 3 as, y p3-m4 enteros, en vista labial F, oclusal G y lingual H; I-J, MACN-SC 3286, maxilar derecho con M1-4 en vistas lingual, I y oclusal, J; K-L, MACN 5591-5518a rama mandibular derecha con p3-m4 en sus vistas labial, K y oclusal, L.

*Palaeothentes pascuali*: M-O, ejemplar tipo MACN 1293, rama mandibular izquierda fragmentada en tres partes con alvéolo del ?p2 y p3-m3 completos en vistas labial M, oclusal N y lingual O.

Excepto las figuras A-C y E-D que tienen escala propia, la escala de las restantes figuras corresponde a la de pie de página.

#### Lámina 10. Palaeothentinae

*Palaeothentes intermedius*: A-C, ejemplar tipo MACN 2 un fragmento de rama mandibular derecha con porción basal del i1, alvéolos de los i2-p2 y p3-m3 completos en vistas labial A, lingual B y oclusal C.

*Palaeothentes lemoinei*: ejemplar tipo MACN 3, rama mandibular derecha con m1-4 en vista oclusal, D.

*Palaeothentes migueli*: E-L; E-F ejemplar tipo MACN-CH 1338, rama mandibular derecha con alvéolos de los i2 y ?p2, p3-m2 enteros en vistas labial E y oclusal F; G-H, Cenpat 6, rama mandibular izquierda con ai2-3, 2as, ?p2-m3 completos y alvéolos del m4 en vistas labial G, y oclusal H; I-J, MACN-CH 1335, rama mandibular derecha con m2-4 en vistas labial I y oclusal J; K-L, MACN-CH 1462, M1 derecho en vistas oclusal, K, y lingual, L.

*Palaeothentes marshalli*: M-R. M-N, P, ejemplar tipo MACN-CH 1325, rama mandibular izquierda con p3-m2 en vistas lingual M, oclusal N y labial P; O, Q, MPEF-CH 1341 rama mandibular derecha con m2-4 en sus vistas labial O y oclusal Q; MPEF-PV 5303, maxilar derecho con fragmento de P3 y M1-2 completos en vista oclusal, R.

Excepto las figuras K-L que tienen una escala propia la escala de las restantes es la que figura a pie de página.

#### Lámina 11. Decastinae

*Adestis owenii*: A-C; ejemplar tipo MACN 1379 fragmento de rama mandibular derecha con i2, alvéolos de los p1-2, p3-m1 enteros y trigónido del m2 en vistas labial A, lingual B y oclusal C.

*Adestis spagazzinii*: D-J. D-F, ejemplar tipo MACN 2038 rama mandibular izquierda con i2, 3 dientes unirradiculados, p3-m2, talónido de m3 y m4 completo en vistas oclusal D, lingual E y labial F; G, I tipo de *Adestis lemairei* MACN SC- 1325 rama mandibular izquierda con p3-m4 en vistas lingual, G y labial, I; H, J, MACN-SC 3283, maxilar izquierdo con los M1-4 en vistas H oclusal, y J, lingual.

*Acdestis bonapartei*: K-M, ejemplar tipo MACN-CH 1311, rama mandibular derecha con p3-m2 en vistas, labial K, oclusal L y lingual M.

#### Lámina 12. Decastinae

*Titanothentes simpsoni*: A-G; A, D MLP 68-I-17-197, rama mandibular derecha con m1-4 en vistas lingual A y oclusal D; B-C, E, MLP 84-III-5-3, fragmento de rama mandibular derecha con p3-m1 en vistas oclusal B, labial C y lingual E; F-G, MLP 68-I-17-208, fragmento de rama mandibular derecha con m2-3 completos y raíces del m4 en vistas oclusal F y labial G.

*Titanothentes pinturinus*: H-J. H-I ejemplar tipo MACN- SC 972, rama mandibular izquierda con alvéolos de los 2as, p3-m3 enteros y alvéolos del m4 en vistas labial H y oclusal I; MACN-SC 680 rama mandibular izquierda con los m2-4 en vista oclusal, J.

*Trelewthentes rothi*: K-O. K-M ejemplar tipo MACN- CH 1369, rama mandibular derecha con p3-m1 en vistas oclusal K, labial L y lingual M; N-O, MPEF-PV 5293, rama mandibular izquierda con p3-m3 en vistas oclusal N y labial O.

#### Lámina 13. *Abderites*

*Abderites crispus*: A-J. A-C MPEF-PV 5847, rama mandibular derecha con porción basal del i2, i3, 2 alvéolos simples, p2? y p3-m4 completos, vistas labial A, oclusal B y detalle de los p2-m1, C. MPEF-PV 5676a, rama mandibular derecha con p3-m4 en vista oclusal, D. E-G, MPEF-PV 5829h, M1 izquierdo en vistas anterolabial E, oclusal F y lingual G. H-I, Pic 1999-108, M2 derecho en vistas H oclusal y lingual I. Pic 1999-251a, M3 izquierdo en vista lingual, J.

Excepto la figura J, a escala de 1 mm, el resto de las figuras está a escala 2 mm.

#### Lámina 14. *Pitheculites*

*Pitheculites minimus*: A-P. A-B, lectotipo MACN 52-662, maxilar derecho con los M1-2 en vistas lingual A y oclusal B; tipo de *Eomannodon multituberculatus* MACN A 52-376a, fragmento mandibular derecho con alvéolo posterior del m1, fragmento de m2, m3 entero y avéolos del m4 en vista oclusal, C; MPEF-PV 5851, detalle de una rama mandibular derecha con m2-3 en vista oclusal,

D; E-F, MPEF-PV 5833, rama mandibular derecha con alvéolo del i2, cuatro alvéolos simples, p3-m3 enteros y alvéolos del m4, en vista oclusal E y detalle en vista labial, F; G-I, MPEF-PV 1999-129, m1 izquierdo en vistas oclusal G, posterior H, y labial, I; J-K, MPEF-PV 2000-14, M1 derecho en vistas J oclusal y lingual, K; MPEF-PV 1999-95, maxilar derecho con alvéolo posterior del P3 parcialmente preservado y M1-3 enteros en vista oclusal, L; M-N, MPEF-PV 4000, M2 izquierdo en vistas M, oclusal y N lingual; O-P, MPEF-PV 4003, m2 derecho en vista labial, O y oclusal, P.

*Pitheculites rothi*: ejemplar tipo MNHN 535, un fragmento mandibular izquierdo con los m2-3 en vista oclusal, Q.

*Pitheculites chenche*: ejemplar tipo IGM 250941 rama mandibular derecha con los p3-m3 en vista oclusal R.

Excepto las figuras A-B, O-P y J-K, M y N, que tienen escalas propias el resto de las figuras están a la escala que figura a pie de página.

#### Lámina 15. *Parabderites*

*Parabderites minusculus*: A, D, ejemplar tipo MACN A 52-380, fragmento mandibular izquierdo con un alvéolo simple por delante del p3, p3-m3 enteros y alvéolos del m4 en vistas labial A y oclusal, D.

*Parabderites bicrispatus*: B-C ejemplar tipo MACN A 52-45, rama mandibular izquierda con alvéolo del i2, 3 alvéolos simples (falta la porción mandibular más anterior), p3-m4 enteros en vistas oclusal B y C detalle de los p3-m1 en vista labial; E, MPEF-PV 5834, rama mandibular izquierda con el i2 y p3-m4 en vista oclusal; F-G, MPEF-PV 1999-251a, m2 derecho en vistas labial, F y oclusal, G; MPEF-PV 5842, maxilar izquierdo con M1-4 en vista oclusal, H. I-K MPEF-PV 4011, M1 izquierdo en vistas oclusal I, lingual J y antero-oclusal, K. L-M, MPEF-PV 4033, M2 izquierdo en vistas L oclusal y M, lingual; MPEF-PV 4034, M3 izquierdo en vista oclusal, N.



Figura 2

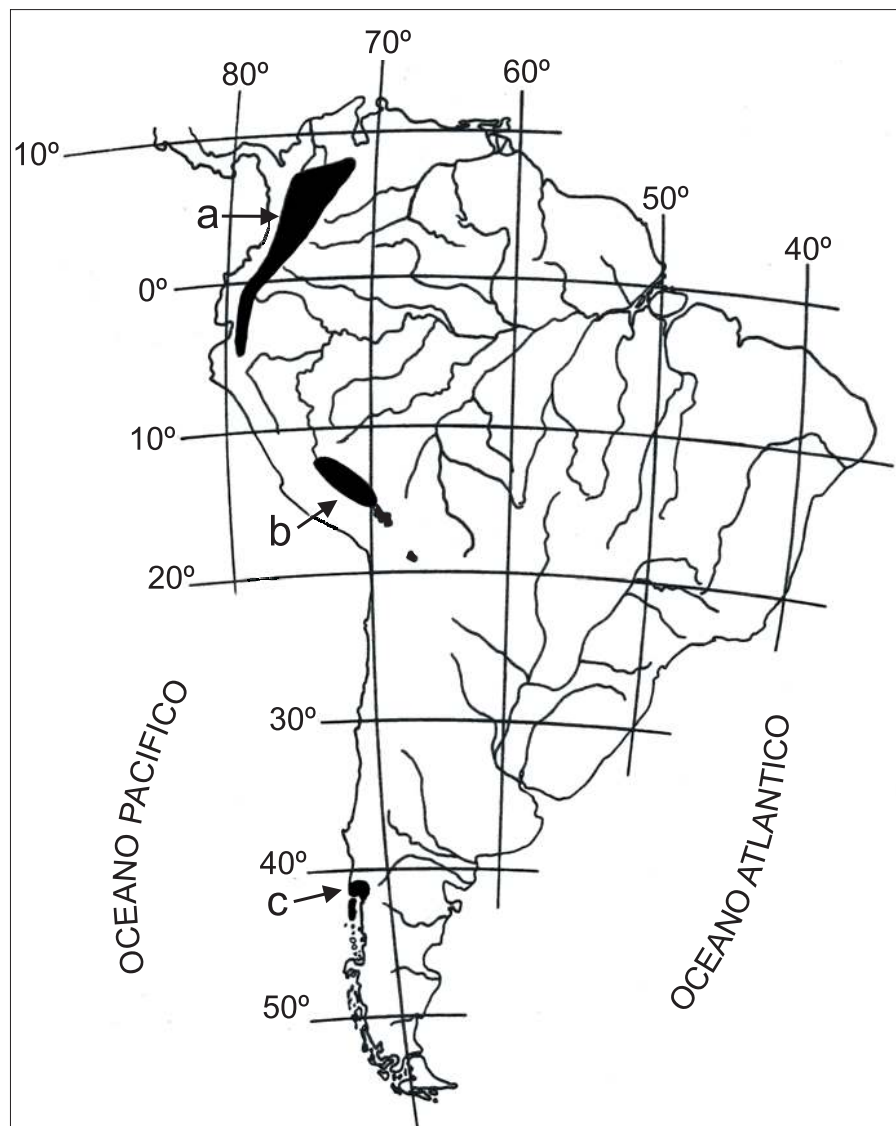


Figura 1



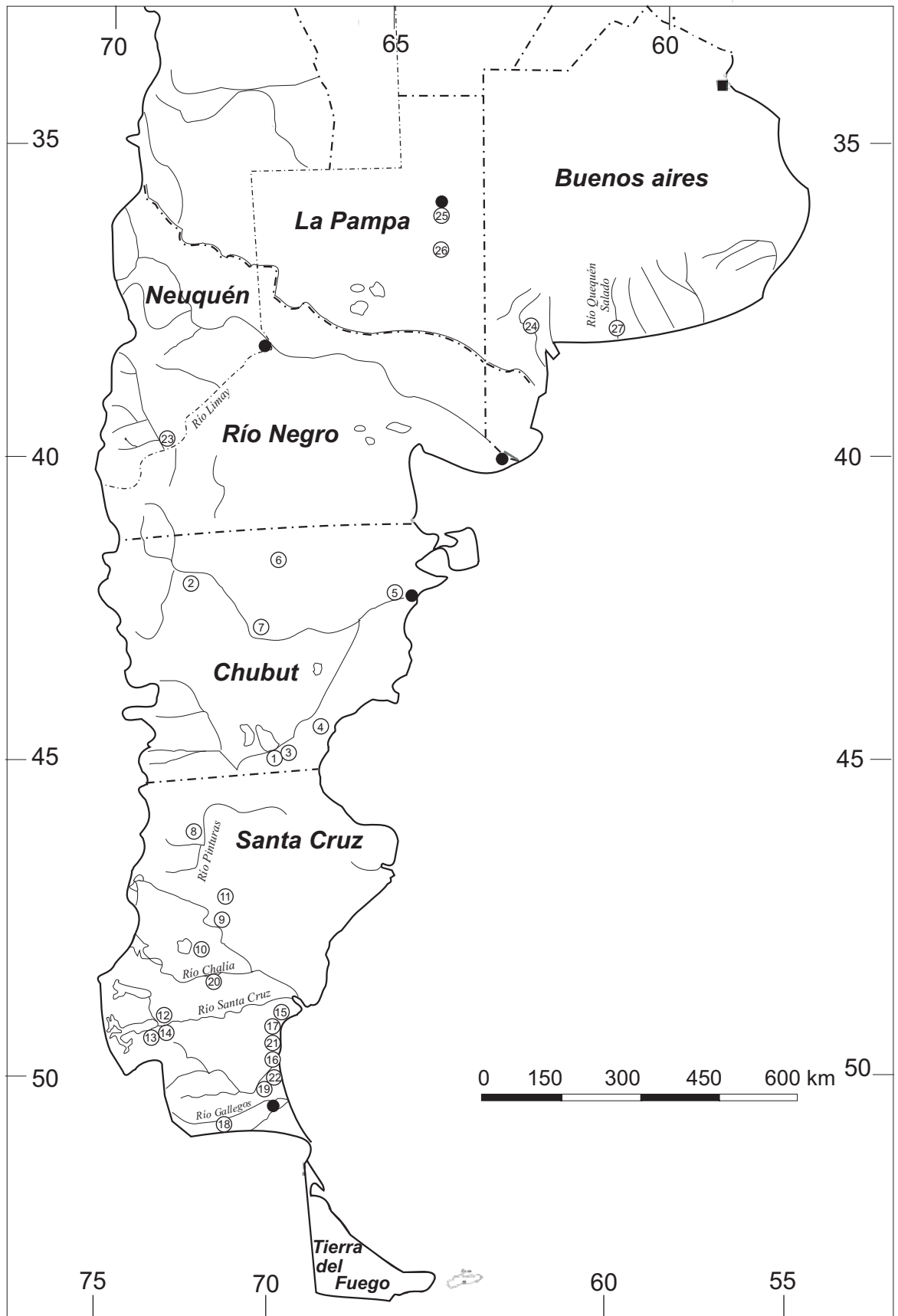


Figura 3

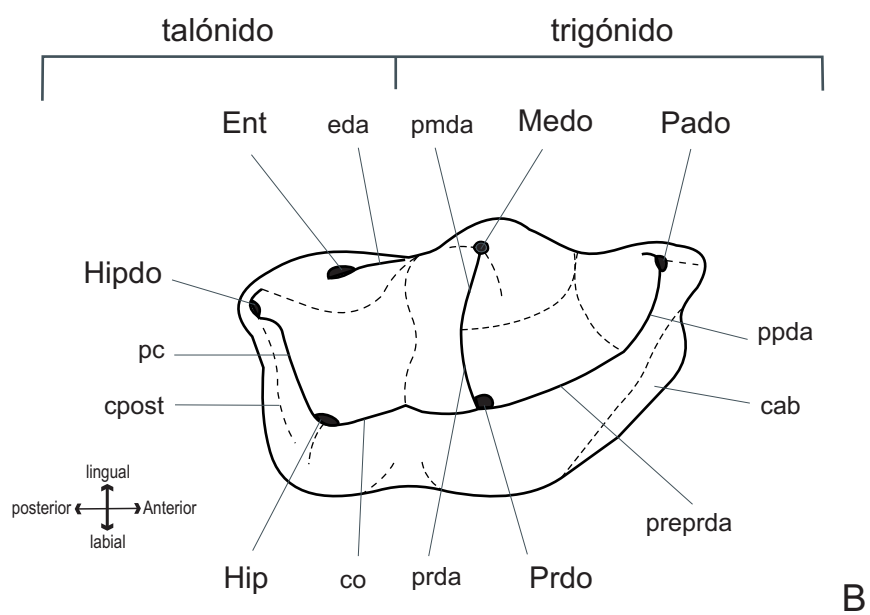
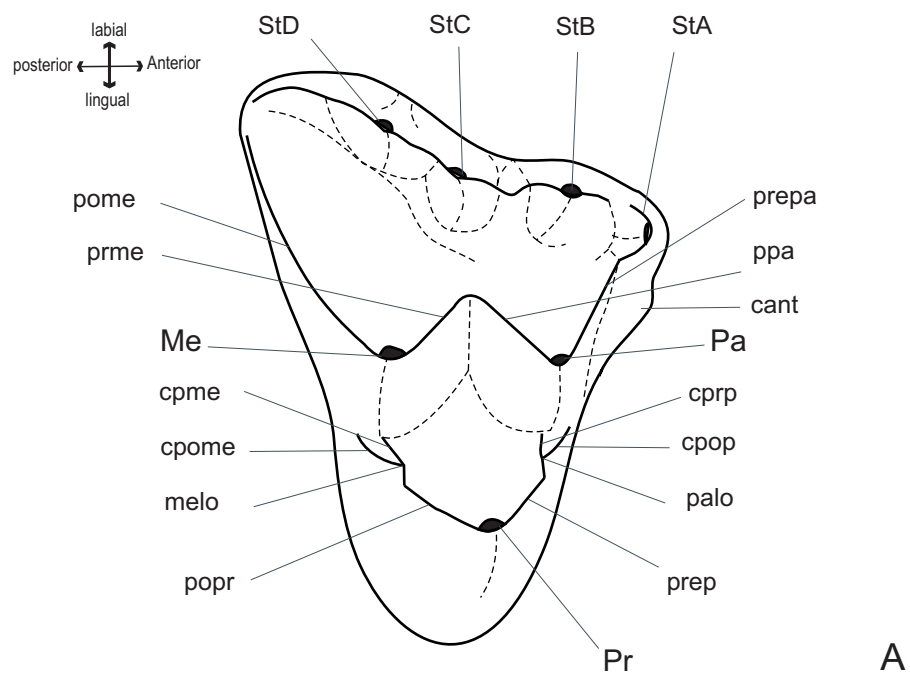


Figura 4

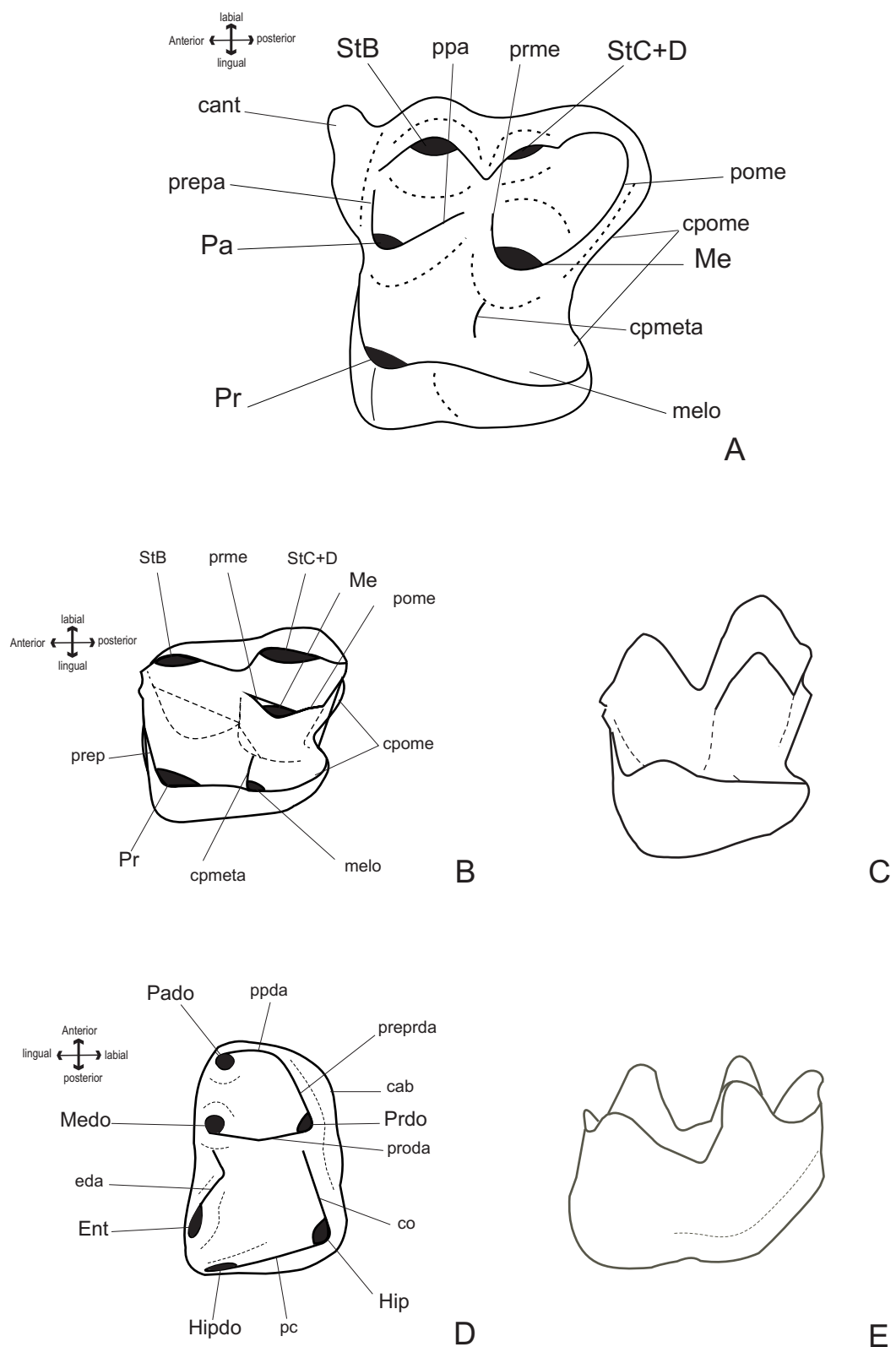
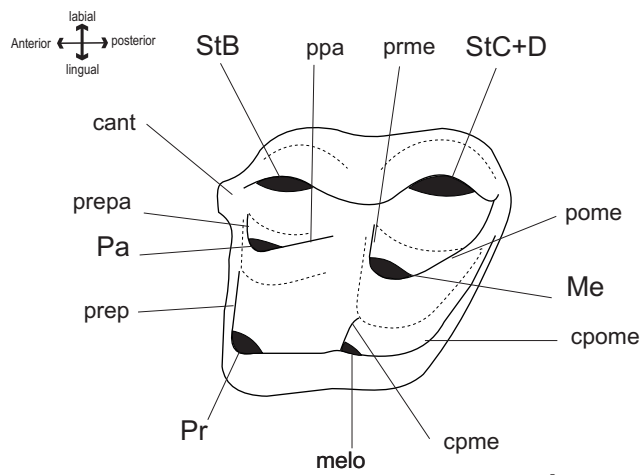
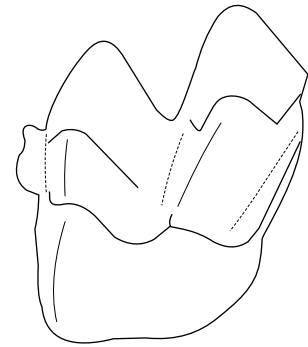


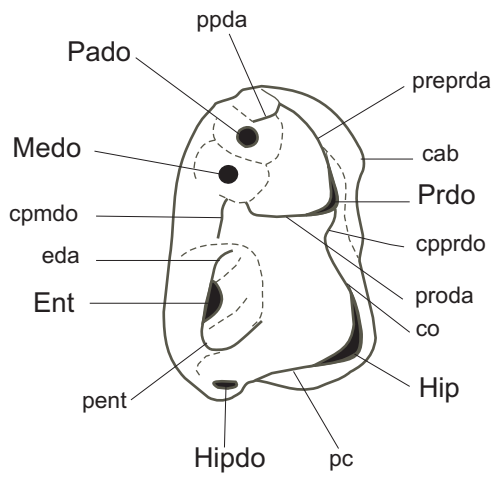
Figura 5



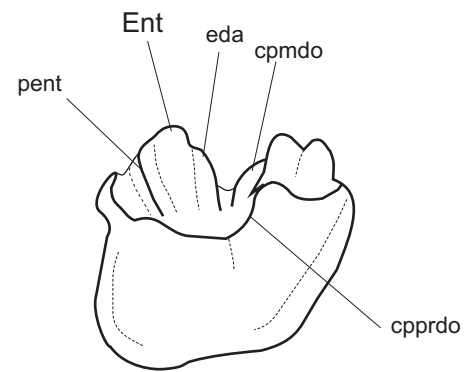
A



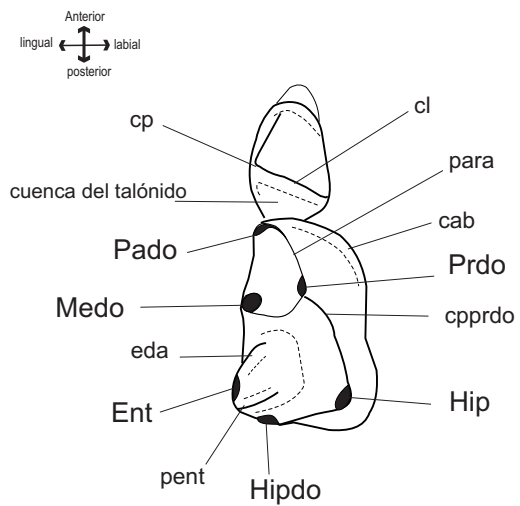
B



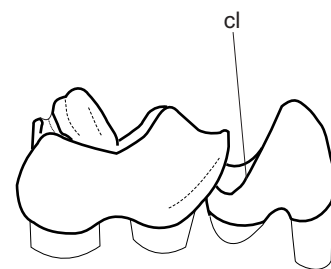
C



D



E



F

Figura 6

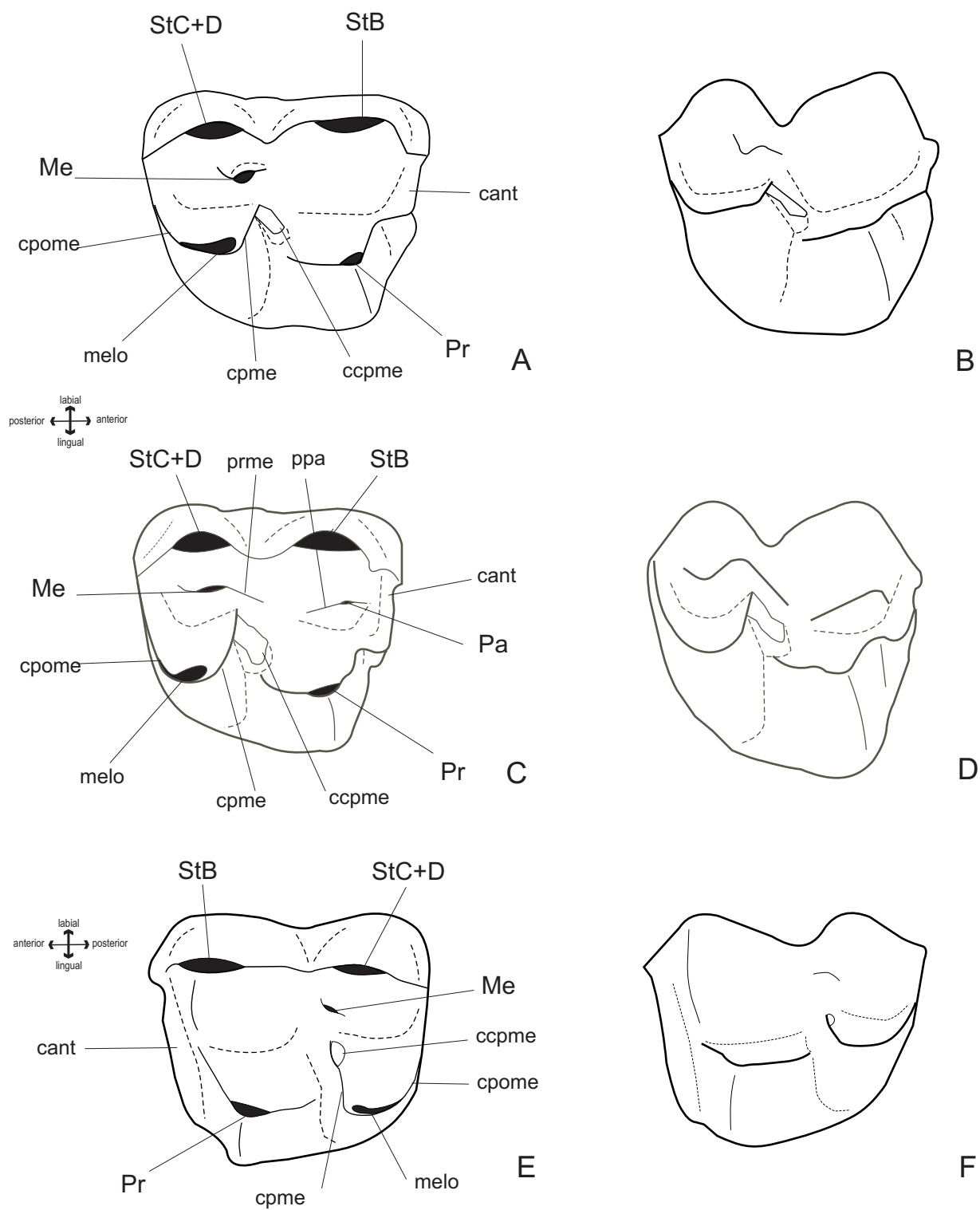


Figura 7

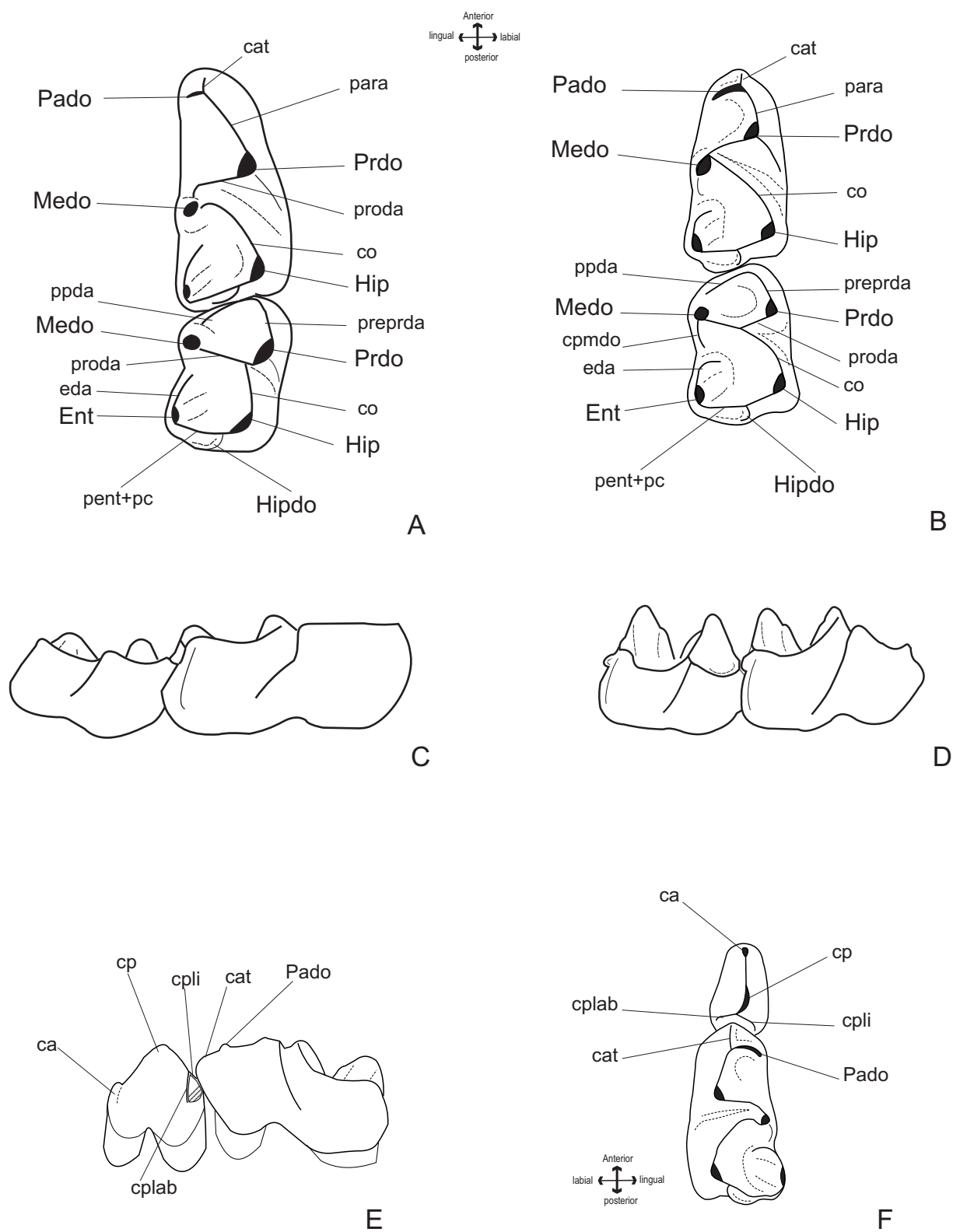


Figura 8

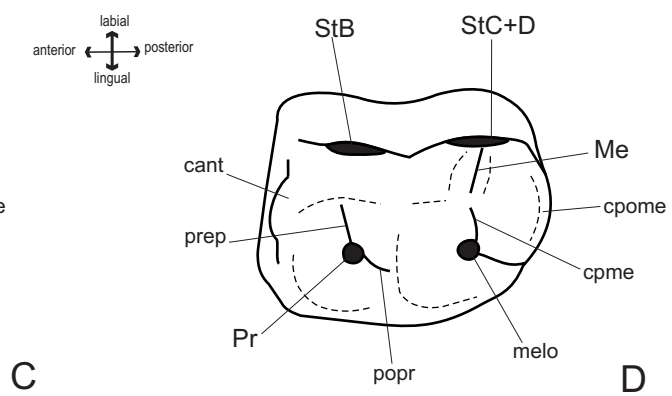
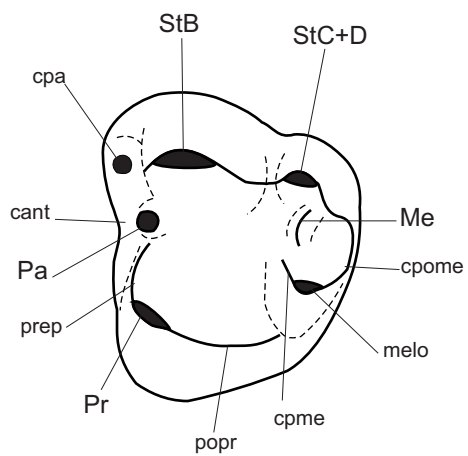
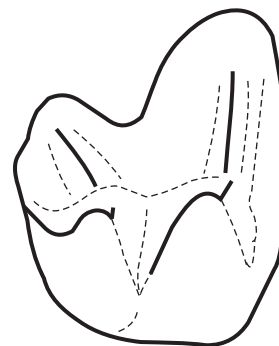
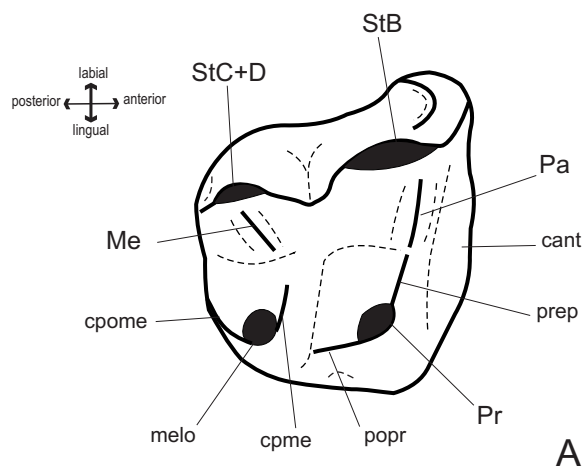


Figura 9

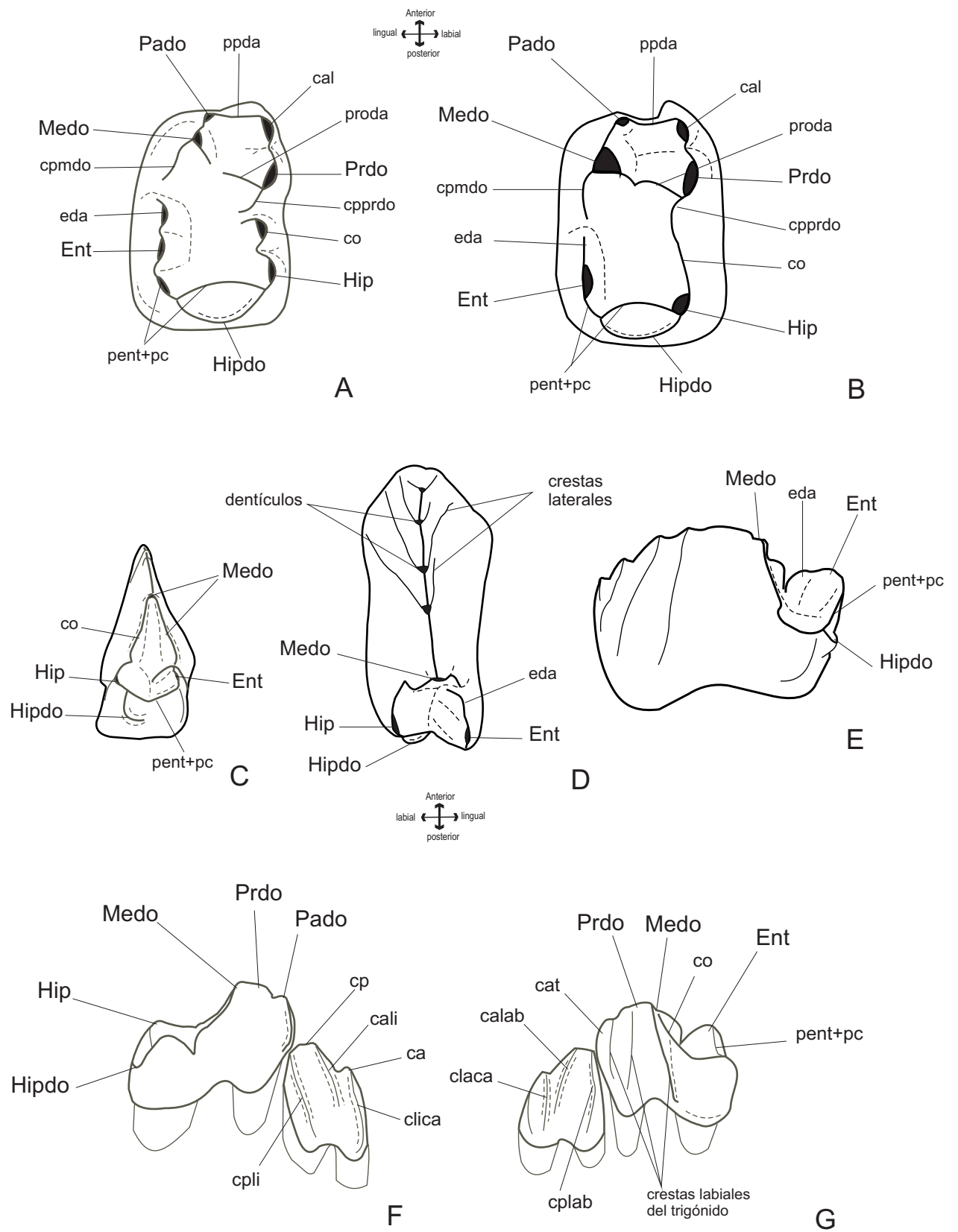
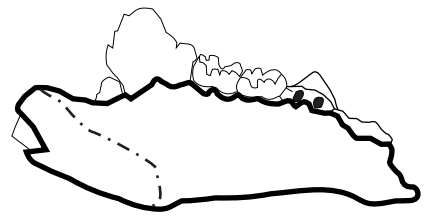


Figura 10

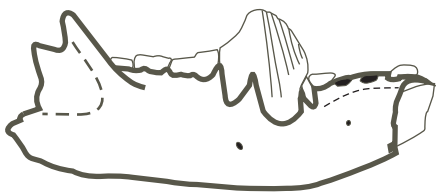




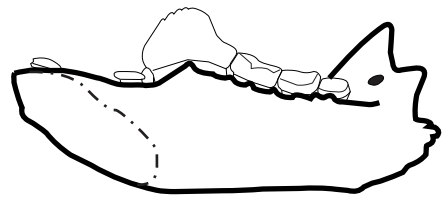
A



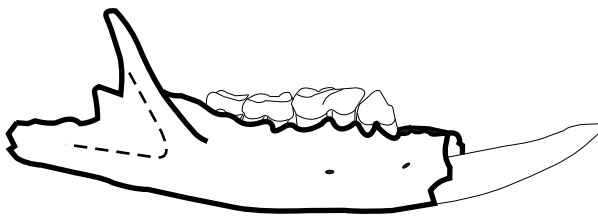
B



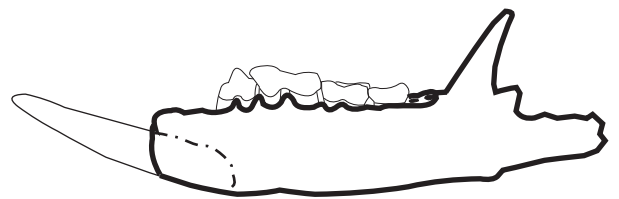
C



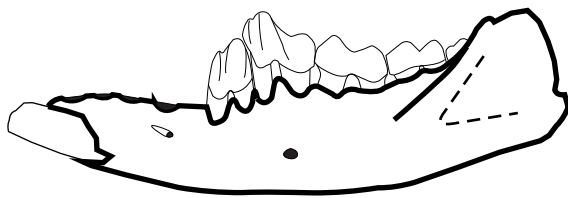
D



E



F



G



H

Figura 11

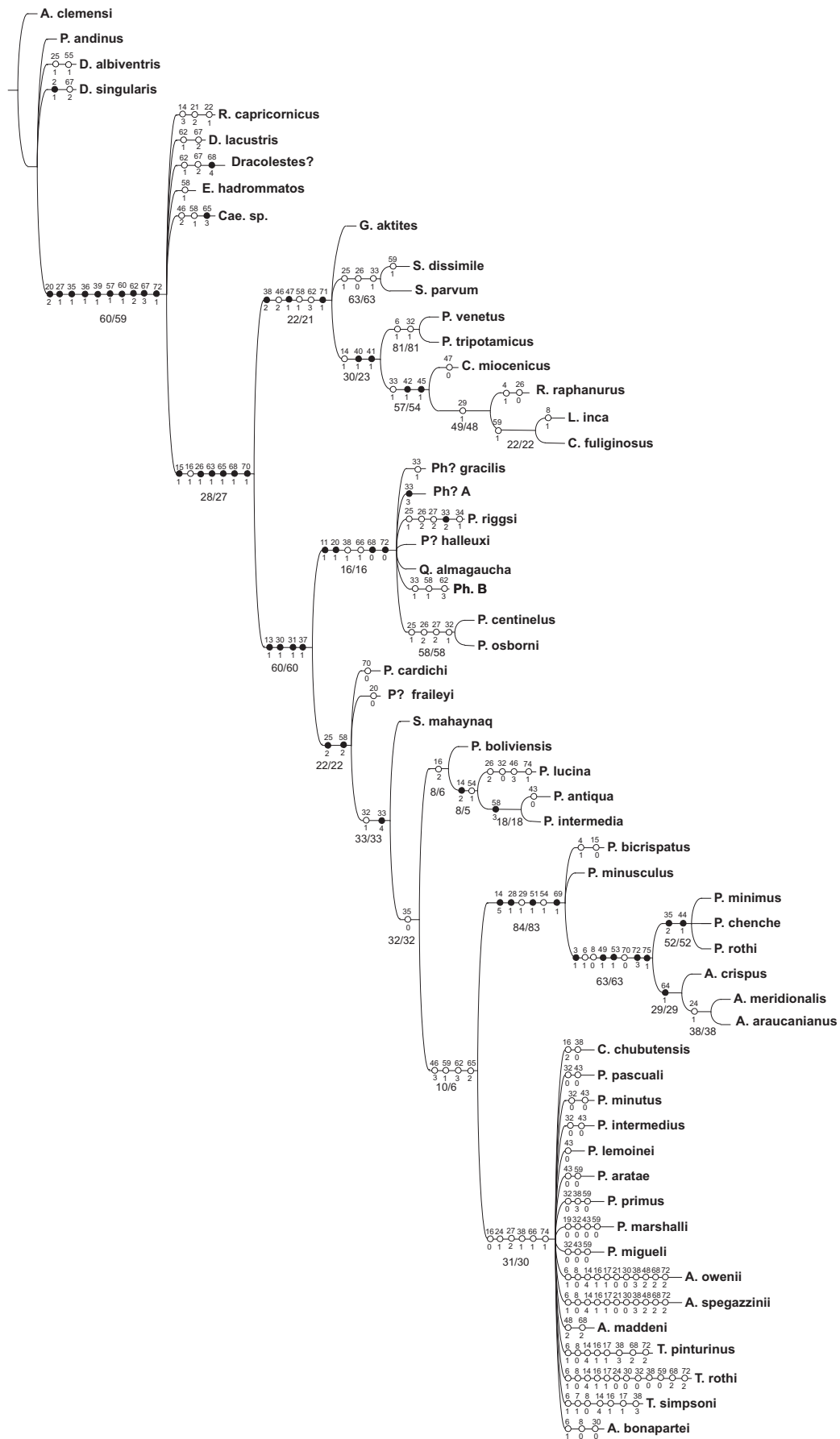


FIGURA 12

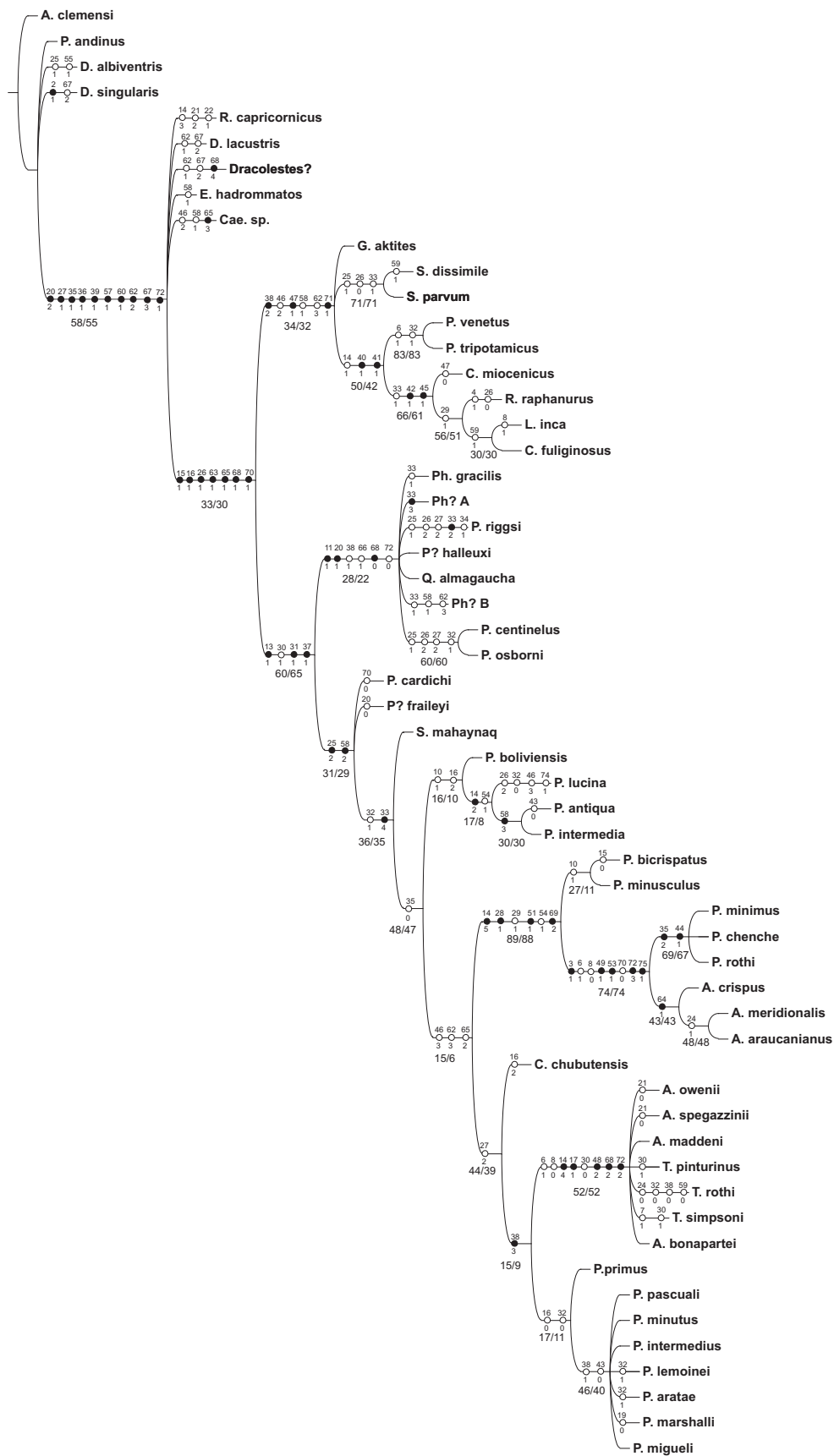


FIGURA 13



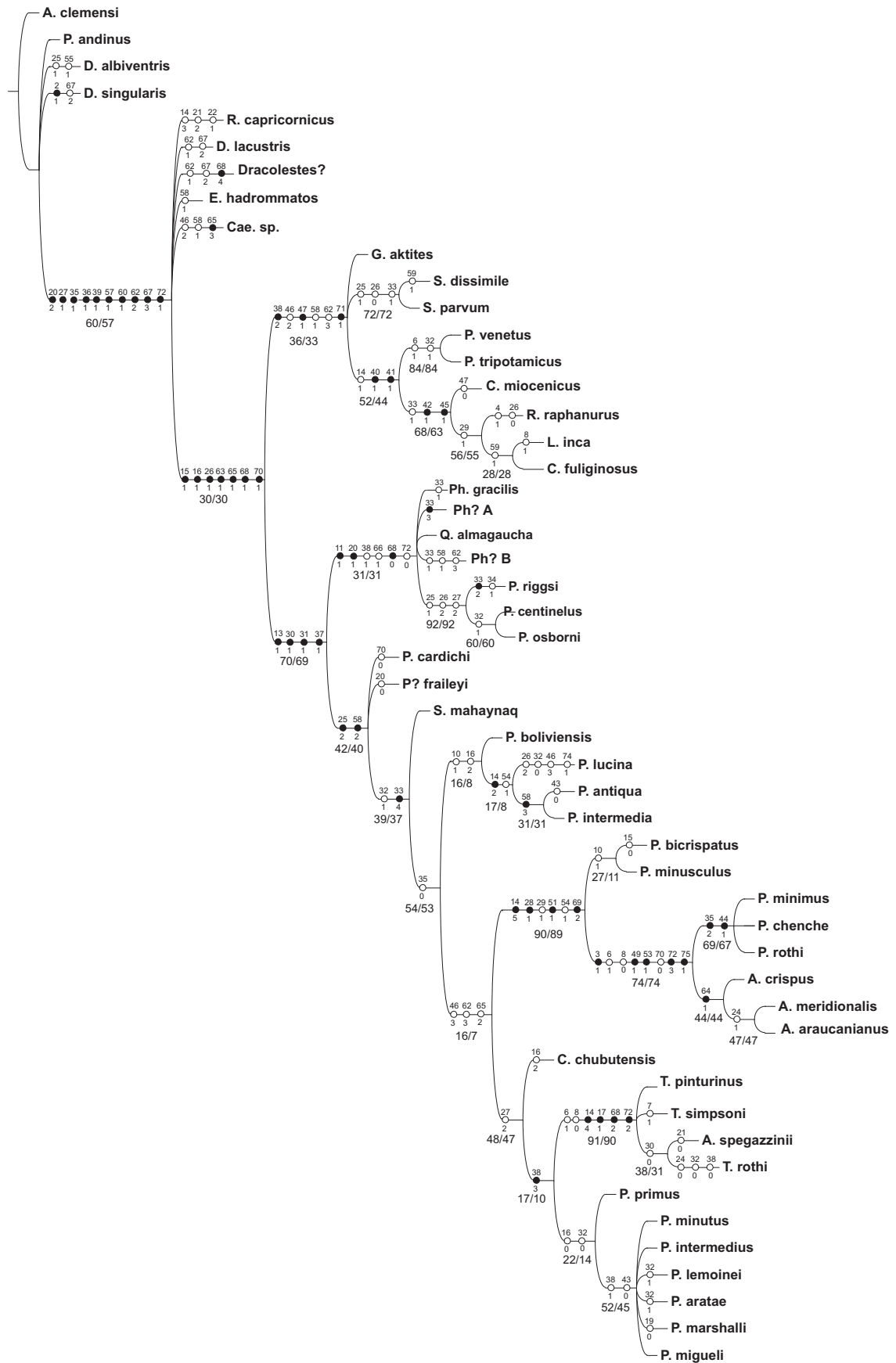


FIGURA 15

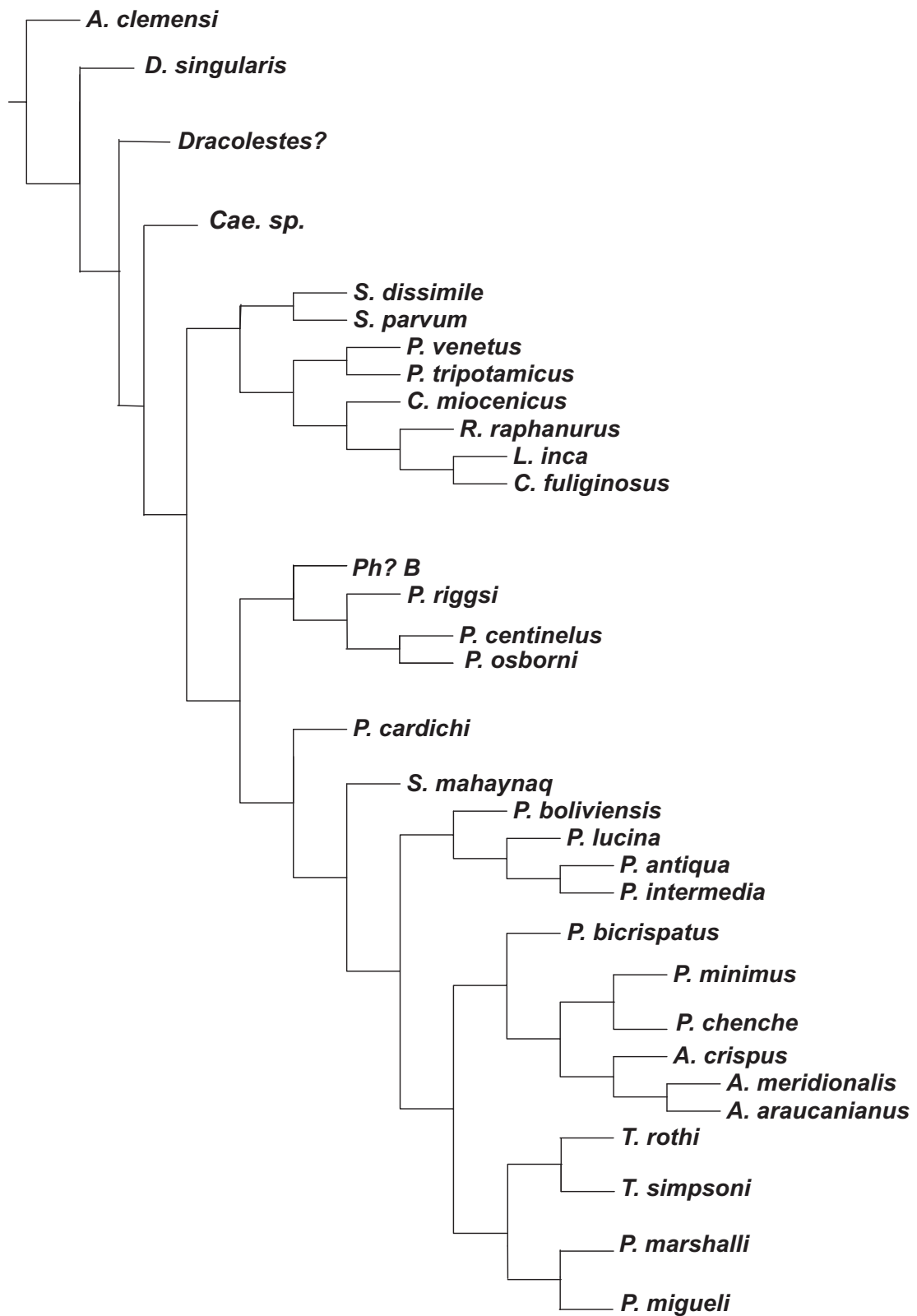


Figura 16

**Tabla 1.** Clasificaciones de los Metatheria. Para simplificar los esquemas, en las propuestas de Aplin y Archer (1987), Marshall, Case y Woodburne (1990), Szalay (1994) y Kirsch, Lapointe y Springer (1997) no se incluyeron los taxones australianos.

Ameghino, 1894	Simpson, 1930	Ride, 1964	Szalay, 1982	Aplin y Archer, 1987
Diprotodonta	Orden Marsupialia	Infraclass Metatheria	Infraclass Metatheria	Supercohorta Marsupialia
Hypsiprymnoidea	Superfamilia Didelphoidea	Superorden Marsupialia	Cohorte Ameridelphia	Cohorte Ameridelphia
Plagiaulacoidea	Familia Didelphiidae	Orden Marsupicarnivora	Orden Didelphida	Orden Didelphimorphia
Multituberculata	Familia Caroloameghiniidae	Superfamilia Didelphoidea	Suborden Didelphiiformes	Familia Didelphidae
<b>Paucituberculata</b>	Superfamilia Borhyaenoidea	Familia Didelphidae	Suborden Borhyaeniformes	Familia Sparassocynidae
Abderitidae	Familia Borhyaenidae	Familia Stagodontidae	Superfamilia Borhyaenoidea	<b>Orden Paucituberculata</b>
Decastidae	Superfamilia Dasyuroidea	Familia Pedomyidae	Superfamilia Caenolestoidea	Superfamilia Caroloameghiniidae
Epanorthidae	Familia Dasyuridae	Superfamilia Borhyaenoidea	Superfamilia Argyrogaloidea	Familia Caroloameghiniidae
Garzonidae	Familia Notoryctidae	Familia Borhyaenidae	Cohorte Australidelphia	Superfamilia Caenolestoidea
	Superfamilia Perameloidea	Familia Thylacoscilidae	Orden Dromiciopsia	Familia Caenolestidae
	Familia Peramelidae	Familia Necrolestidae	Orden Dasyurida	Superfamilia Argyrolagoidea
	<b>Superfamilia Caenolestoidea</b>	Superfamilia Dasyuroidea	Orden Syndactylia	Familia Gashterniidae
	Familia Caenolestidae	Familia Dasyuridae	Suborden Syndactyliformes	Familia Groeberidae
	Familia Polydolopidae	Familia Thylacinidae	Superfamilia desconocida	Familia Argyrolagidae
	Superfamilia Phalangeroidea	<b>Orden Paucituberculata</b>	Superfamilia Notoryctoidea	Superfamilia Polydolopoidea
	Familia Phalangeridae	Familia Caenolestidae	Suborden Perameliformes	Familia Prepidolopidae
	Familia Thylacoleontidae	Familia Polydolopidae	Suborden Phalangeriformes	Familia Bonapartheriidae
	Familia Phascolomidae	Orden Peramelina	Superfamilia Phalangeroidea	Familia Polydolopidae
	Familia Macropodidae	Familia Peramelidae	Superfamilia Vombatoidea	Orden Sparasodonta
	Familia Nototheriidae	Orden Diprotodonta	Superfamilia Diprotodontoidea	Familia Borhyaenidae
		Familia Phalangeridae	Superfamilia Macropodoidea	Familia Thylacoscilidae
		Familia Wynyardidae		Cohorte Australidelphia
		Familia Vombatidae		Orden Microbiotheria
		Familia Diprotodontidae		Familia Microbiotheriidae
		Familia Macropodidae		...
		Marsupialia <i>icertae sedis</i>		
		Familia Notoryctidae		
		?Marsupialia		
		Familia para <i>Gashternia</i>		

**Tabla 1.**

Marshall, 1987	Marshall, Case y Woodburne, 1990	Szalay, 1994	Kirsch, Lapointe y Springer, 1997	Goin y Candela, 2004
Suborden Didelphimorphia	Infraclass Metatheria	Infraclass Metatheria	Infraclass Marsupialia	Orden Microbiotheria
Superfamilia Microbiotherioidea	Supercohorte Marsupialia	Cohorte Ameridelphia	Supercohorte Boreometatheria	Familia Microbiotheriidae
Familia Peradectidae	Cohorte Alphadelphia	Orden Didelphida	Orden Peradectimorphia	Orden Polydolopimorphia
Familia Stagodontidae	Orden Peradectia	Suborden Archimetatheria	Familia Peradectidae	Plesion Glasbiidae
Familia Microbiotheriidae	Cohorte Ameridelphia	Familia Stagodontidae	Supercohorte Notometatheria	Suborden Bonapartheriiformes
Superfamilia Borhyaenoidea	Orden Didelphimorphia	Familia Pardiomyidae	Cohorte Didelphidia	Superfamilia Bonapartherioidea
Familia Borhyaenidae	Superfamilia Didelphoidea	Suborden Sudameridelphia	Orden Didelphimorphia	Familia Prepidolopidae
Familia Thylacosmilidae	Familia Didelphidae	Infraorden Itaboraiformes	Familia Didelphidae	Familia Bonapartheriidae
Superfamilia Didelphoidea	Familia Sparassocynidae	Familia Caroloameghiniidae	Cohorte Pseudiprotodontia	Subfamilia Bonapartheriinae
Familia Didelphidae	Orden Polydolopimorphia	Infraorden Polydolopimorphia	Orden <b>Paucituberculata</b>	Subfamilia Epidolopinae
Familia Sparassocynidae	Superfamilia Polydolopoidea	Familia Prepidolopidae	Superfamilia Caenolestoidae	Familia Gashterniidae
Suborden Polydolopimorphia	Familia Protodidelphidae	Familia Polydolopidae	Familia Caenolestidae	Familia indet.
Superfamilia Caroloameghinioidea	Familia Prepidolopidae	Familia Bonapartheriidae	Subfamilia Caenolestinae	<i>Hondonadia, Rosendolops</i>
Familia Caroloameghiniidae	Familia Bonapartheriidae	Infraorden Sparassodonta	Subfamilia Pichipilinae	Superfamilia Argyrolagoidea
Superfamilia <b>Caenolestoidae</b>	Familia Polydolopidae	Familia Borhyaenidae	Subfamilia Palaeothentidae	Familia Groeberiidae
Familia Caenolestidae	Orden Sparasodonta	Familia Thylacosmilidae	Subfamilia Abderitinae	Familia Patagoniidae
Superfamilia Argyrolagoidea	Superfamilia Borhyaenoidea	Suborden Glirimetatheria	Subfamilia Kollpaninae	Familia Argyrolagidae
Familia Gashterniidae	Familia Stagodontidae	Infraorden <b>Paucituberculata</b>	Superfamilia Argyrolagoidea	Bonapartheriiformes indet.
Familia Groeberiidae	Familia Hondadelphidae	Familia Caenolestidae	Familia Argyrolagidae	<i>Wamradolops</i>
Familia Argyrolagidae	Familia Hatthiacynidae	Subfamilia Sternbergiinae	Familia Patagoniidae	Suborden Polydolopiformes
Superfamilia Polydolopoidea	Familia Borhyaenidae	Subfamilia Caenolestinae	Superfamilia Groeberioidea	Plesion <i>Roberthoffstetteria</i>
Familia Prepidolopidae	Familia Proborhyaenidae	Subfamilia Palaeothentinae	Familia Groeberiidae	Familia Polydolopidae
Familia Bonapartheriidae	Familia Thylacosmilidae	Subfamilia Abderitinae	Orden Polydolopimorphia	
Familia Polydolopidae	Orden <b>Paucituberculata</b>	Infraorden Simpsonitheria	Superfamilia Polydolopoidea	
	Superfamilia Caenolestoidae	Familia Gashterniidae	Familia Polydolopidae	
	Familia Kollpaniidae	Familia Groeberiidae	Familia Prepidolopidae	
	Familia Caenolestidae	Familia Argyrolagidae	Familia Bonapartheriidae	
	Familia Palaeothentidae	Familia Patagoniidae	Familia Protodidelphidae	
	Familia Abderitidae	Suborden Didelphimorphia	Superfamilia	
	Superfamilia Argyrolagoidea	Familia Didelphidae	Caroloameghinoidea	
	Familia Argyrolagidae	Familia Sparassocynidae	Familia Caroloameghiniidae	
	Familia Groeberiidae	Cohorte Australidelphia	Cohorte Eometatheria	
	Cohorte Australidelphia	Orden Gondwanadelphia	Orden Microbiotheria	
	Orden Microbiotheria	Suborden Microbiotheria	Familia Microbiotheriidae	
	Superfamilia Microbiotheroidea	Familia Microbiotheriidae	...	
	Familia Pardiomyidae	...		
	Familia Microbiotheriidae			
	...			



**Tabla 2.** Propuesta Clasificatoria

Orden PAUCITUBERCULATA Ameghino, 1894

Plesion *Riolestes* Goin, Candela, Abello, Oliveira

Plesion *Dracolestes* Goin, Candela, Abello, Oliveira

Plesion *Evolestes* Goin, Sanchez-Villagra, Abello, Kay

Superfamilia CAENOLESTOIDEA Trouessart, 1898

Familia CAENOLESTIDAE Trouessart, 1898

*Caenolestes* Thomas, 1895

*Lestoros* Oehser, 1934

*Rhyncholestes* Osgood, 1924

*Stilotherium* Ameghino, 1887

*Pliolestes* Reig, 1955

*Gaimanlestes* gen. nov.

*Caenolestoides* gen. nov.

Superfamilia PALAEOTHENTOIDEA Goin, Candela, Abello, Oliveira

Familia PICHIPILIDAE Marshall, 1980

*Pichipilus* Ameghino, 1890

*Phonocdromus* Ameghino, 1894

*Quirogalestes* Goin y Candela, 1998

Plesion *Perulestes* Goin y Candela, 2004

Plesion *Sasawatsu* Goin y Candela, 2004

Plesion *Pilchenia* Ameghino, 1903

Familia PALAEOTHENTIDAE Sinclair, 1906

Plesion *Carlothentes* Bown y Fleagle, 1993

Subfamilia PALAEOTHENTINAE Sinclair, 1906

*Palaeothentes* Ameghino, 1887

*Palaepanorthus* Ameghino, 1902

Subfamilia DECASTINAE Ameghino, 1893

*Acdestis* Ameghino, 1887

*Trelewthentes* Bown y Fleagle, 1993

*Titanothentes* Rae, Bown y Fleagle, 1996

Familia ABDERITIDAE Ameghino, 1889

*Abderites* Ameghino, 1887

*Pitheculites* Ameghino, 1902

*Parabderites* Ameghino, 1902



ACP 1

Tabla 3a: matriz de correlación

	Area m2	Area m3	Area m4
Area m2	1		
Area m3	0.867	1	
Area m4	0.739	0.949	1

Tabla 3b

	Eigenvectores		
	CP 1	CP 2	CP 3
Eigenvalores	0.097	0.007	0.001
Porcentaje	92.68	6.645	0.675
Porcentaje acumulado	92.68	99.325	100

Tabla 3c

Variables	Eigenvectores		
	CP 1	CP 2	CP 3
Area m2	0.609	-0.755	-0.243
Area m3	0.555	0.187	0.811
Area m4	0.567	0.628	-0.533

Gráfico 1

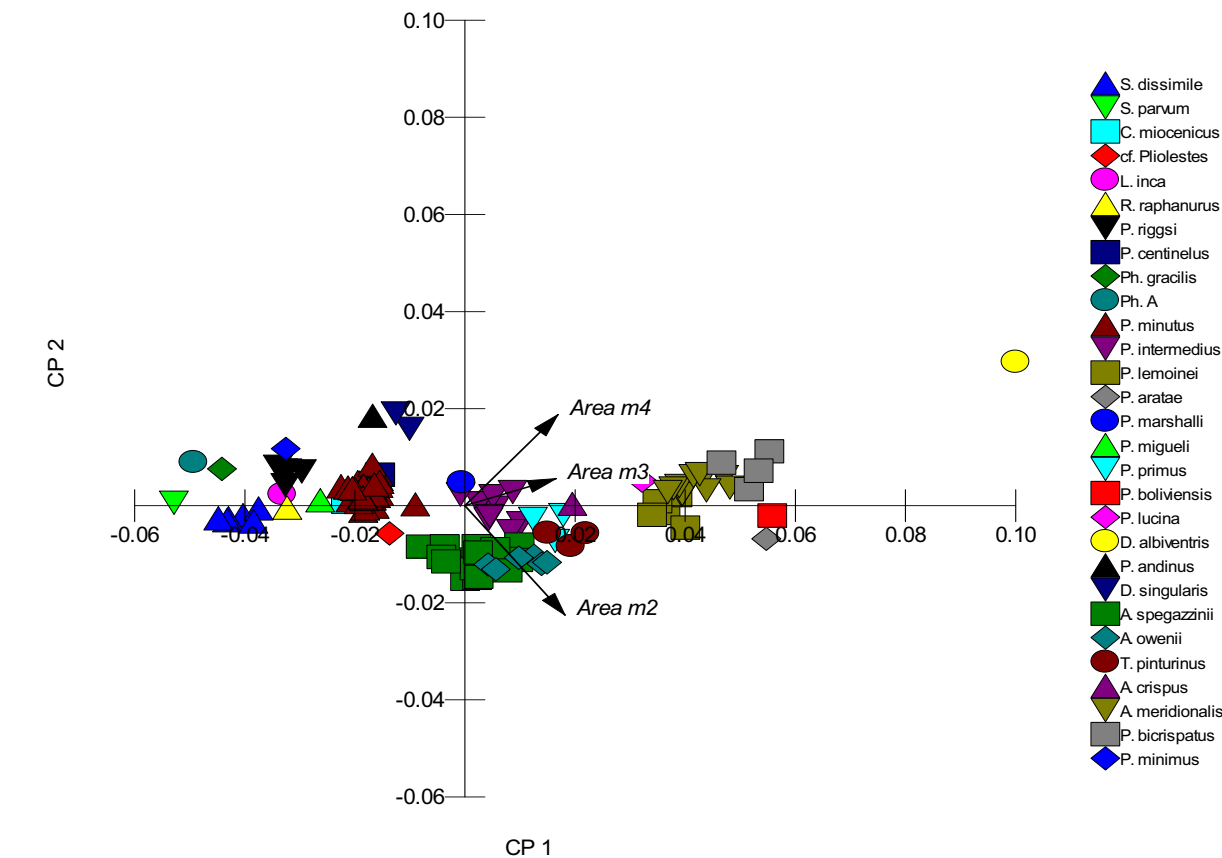


Gráfico 2

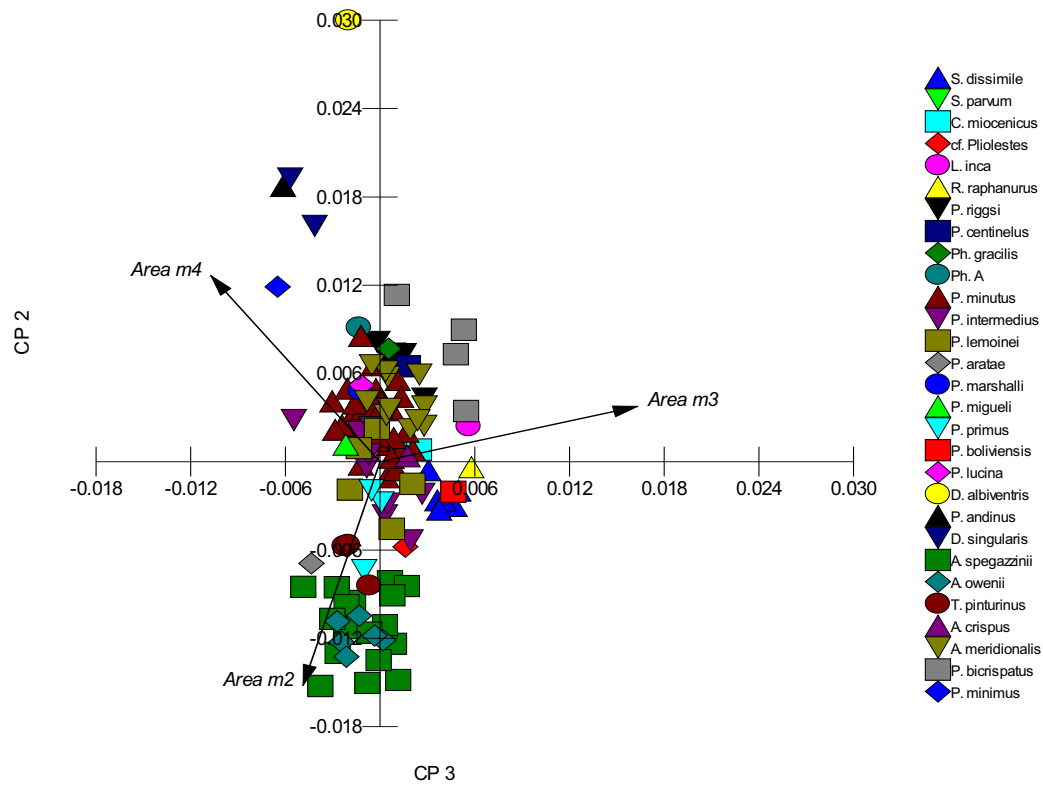
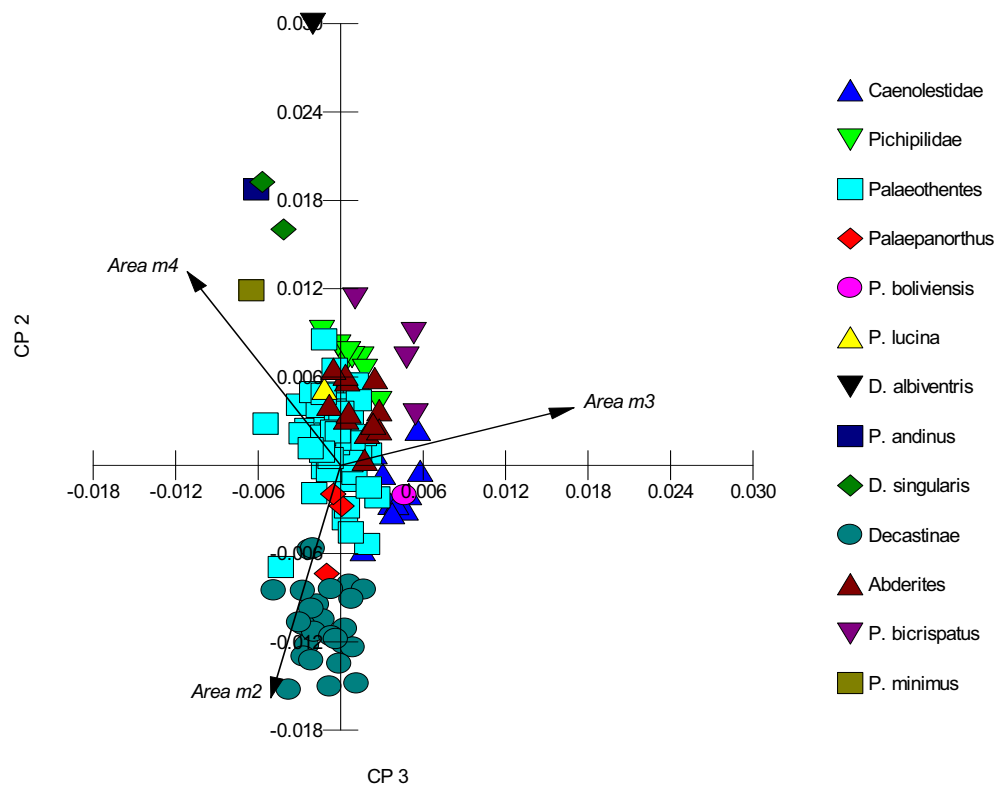


Gráfico 3



## ACP 2

Tabla 4a: matriz de correlación

	L p3	Ap3	Alt. p3	L m1	A trig. m1	A tal. m1
L p3	1					
Ap3	0.879	1				
Alt. p3	0.785	0.842	1			
L m1	0.325	0.559	0.414	1		
A trig. m1	0.349	0.596	0.515	0.948	1	
A tal. m1	0.556	0.731	0.514	0.916	0.864	1

Tabla 4b

	Eigenvectores					
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6
Eigenvalores	0.037	0.01	0.002	0	0	0
Porcentaje	72.753	20.733	4.346	0.911	0.676	0.58
Porcentaje acumulado	72.753	93.487	97.833	98.744	99.42	100

Tabla 4c

Variables	Eigenvectores					
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6
L p3	0.28	-0.612	-0.483	-0.282	0.369	-0.314
Ap3	0.332	-0.348	-0.131	0.725	-0.475	-0.033
Alt. p3	0.301	-0.476	0.742	-0.287	-0.098	0.2
L m1	0.597	0.436	-0.046	-0.356	-0.404	-0.401
A trig. m1	0.435	0.267	0.286	0.418	0.678	-0.149
A tal. m1	0.417	0.129	-0.34	-0.107	0.071	0.823

Gráfico 4

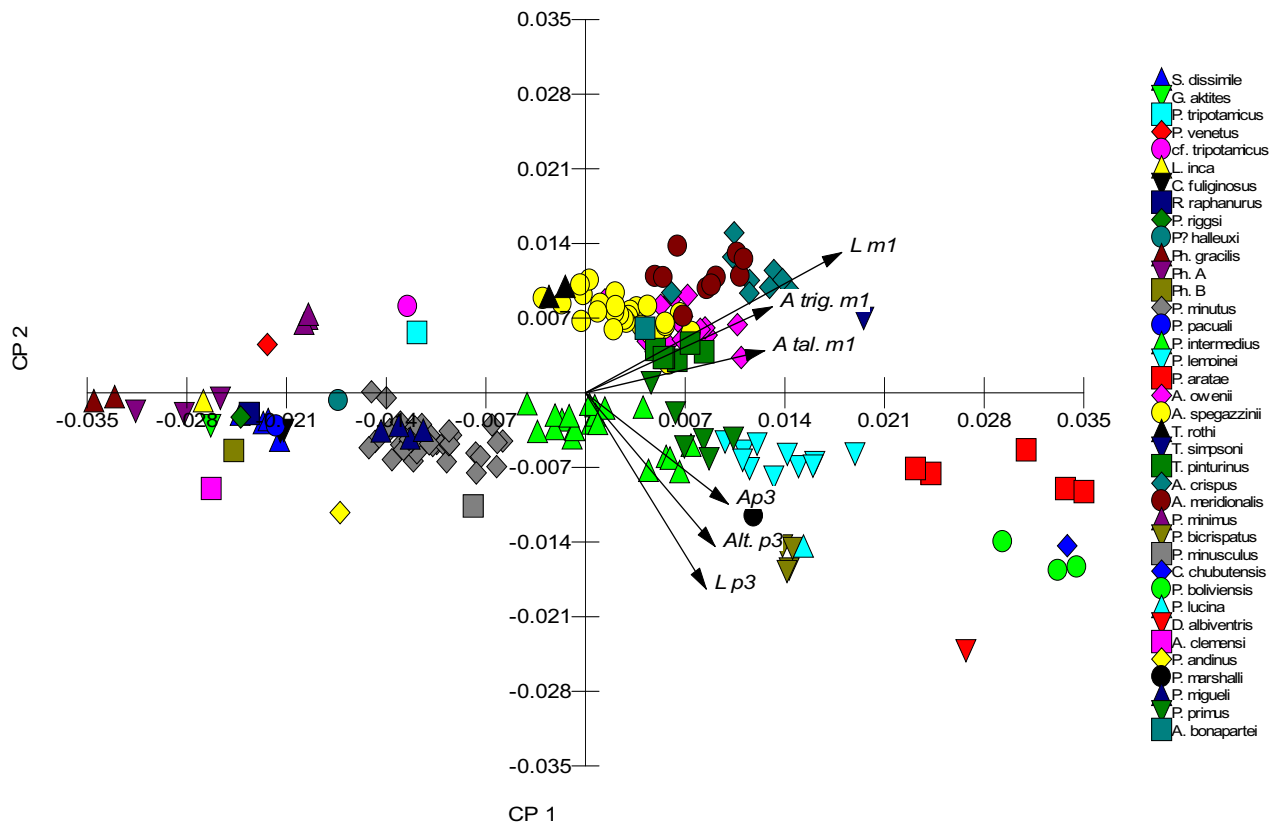


Gráfico 5

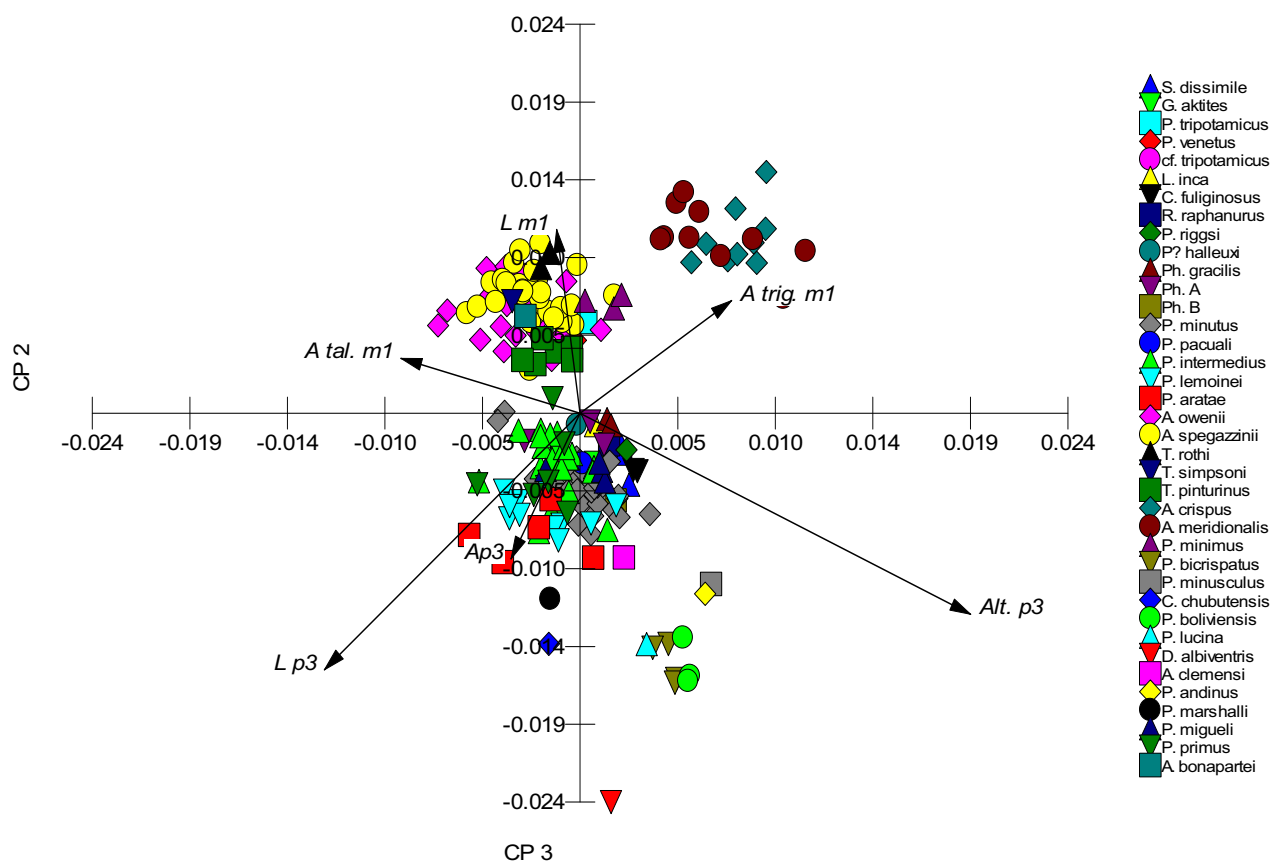
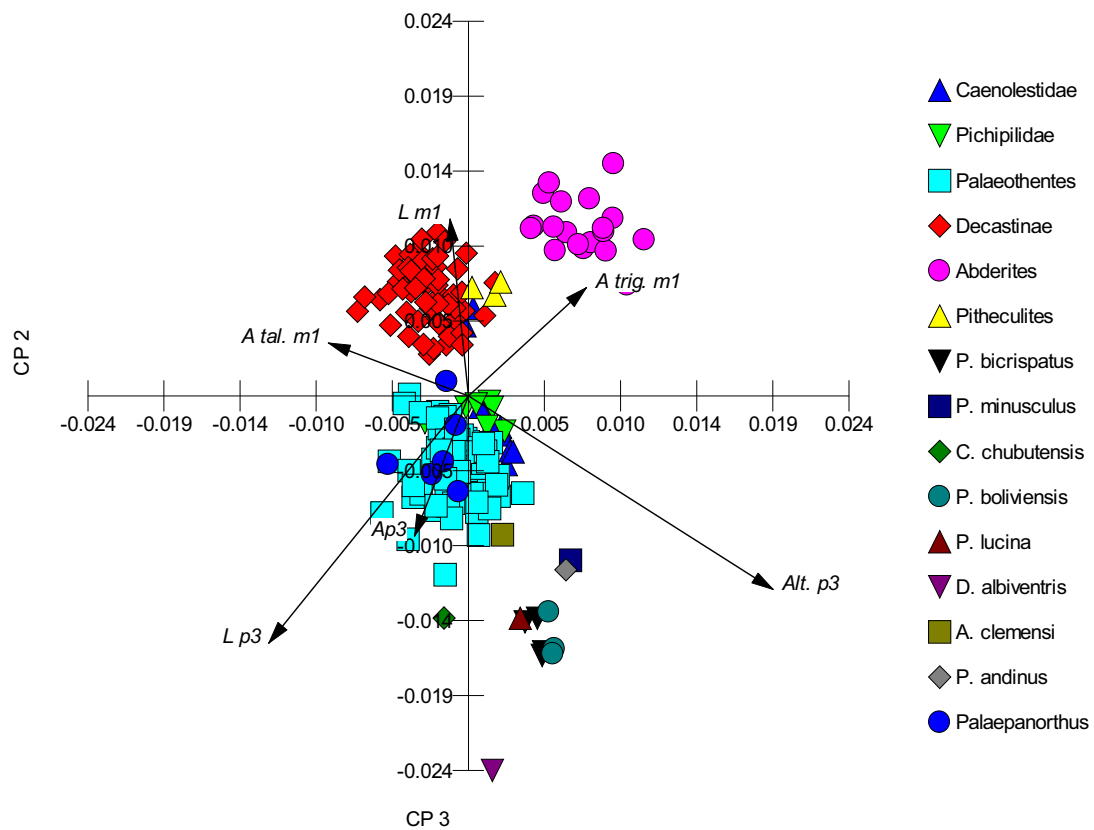


Gráfico 6



### ACP 3

Tabla 5a: matriz de correlación

	A trig. m2	A tal. m2	A trig. m3	A tal. m3
A trig. m2	1			
A tal. m2	0.984	1		
A trig. m3	0.932	0.943	1	
A tal. m3	0.899	0.934	0.979	1

Tabla 5b

Variables	Eigenvalores			
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
Eigenvalores	0.025	0.001	0	0
Porcentaje	96.346	2.794	0.705	0.154
Porcentaje acumulado	96.346	99.141	99.846	100

Tabla 5c

	Eigenvalores			
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
A trig. m2	0.561	-0.608	-0.321	-0.461
A tal. m2	0.488	-0.283	0.64	0.521
A trig. m3	0.503	0.413	-0.59	0.478
A tal. m3	0.441	0.616	0.373	-0.536

Gráfico 7

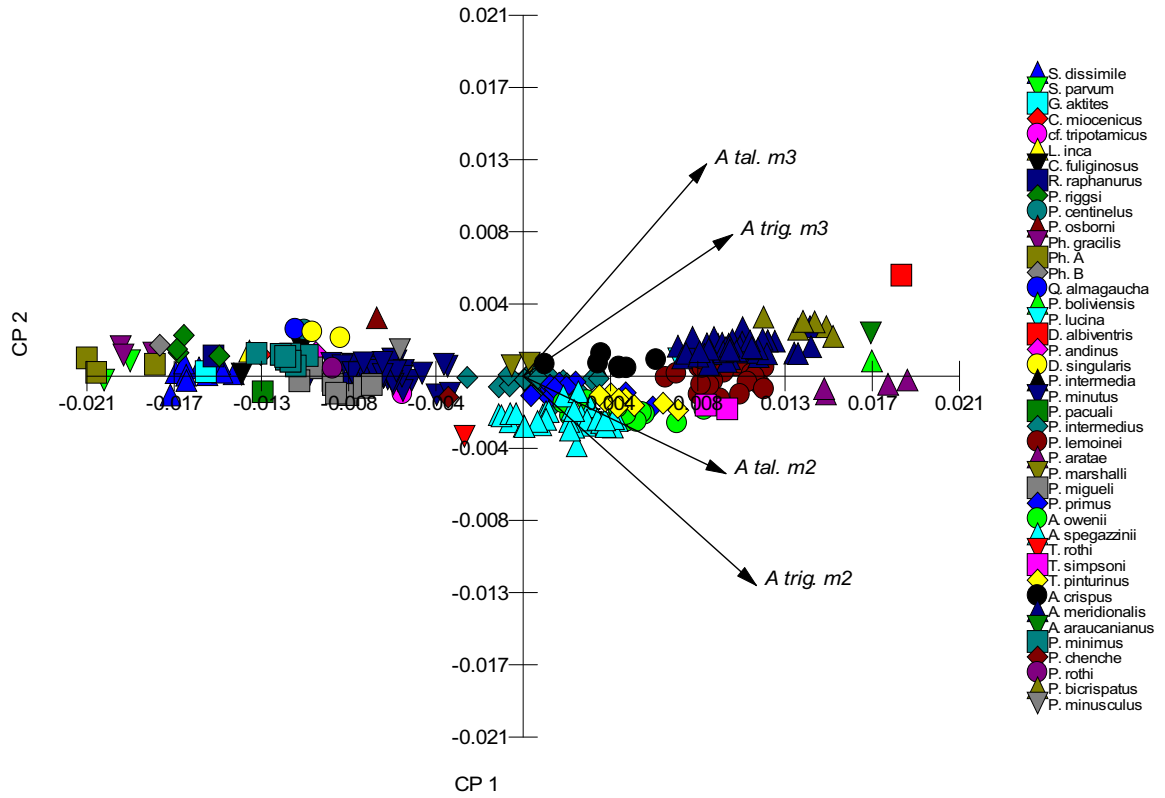
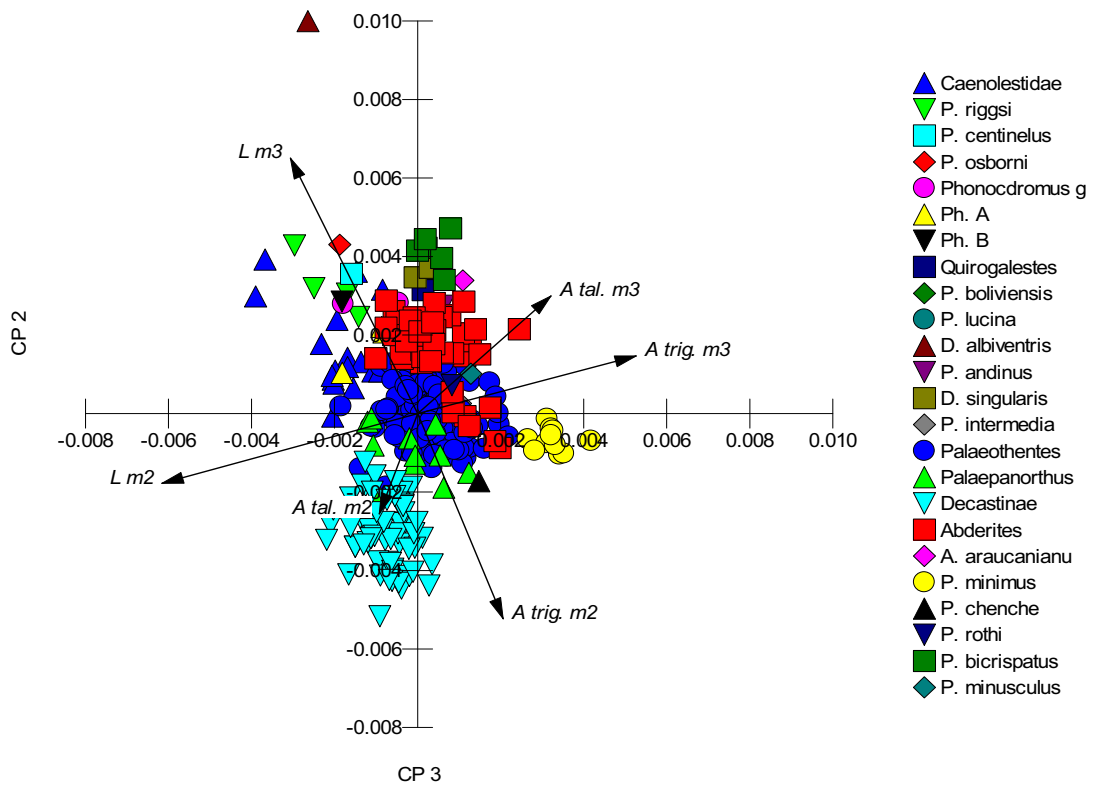


Gráfico 8





ACP 4.

Tabla 6a: matriz de correlación

	L P3	A P3	L M1	A M1
L P3	1			
A P3	0.881	1		
L M1	0.546	0.772	1	
A M1	0.717	0.873	0.928	1

Tabla 6b

	Eigenvectores			
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
Eigenvalores	0.034	0.004	0.001	0
Porcentaje	87.698	10.314	1.32	0.668
Porcentaje acumulado	87.698	98.012	99.332	100

Tabla 6c

Variables	Eigenvectores			
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
L P3	0.589	-0.643	-0.47	-0.136
A P3	0.525	-0.11	0.838	-0.102
L M1	0.407	0.668	-0.237	-0.576
A M1	0.461	0.358	-0.144	0.8

Gráfico 9

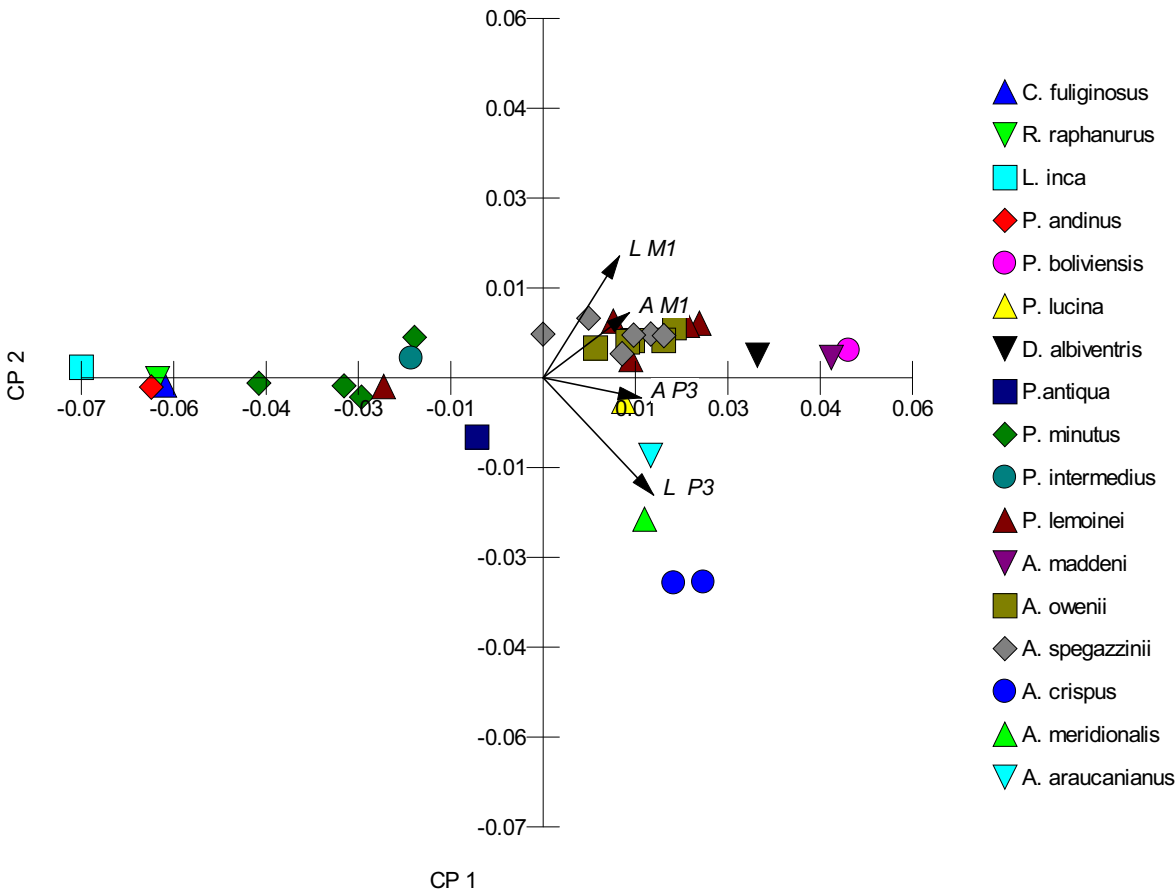
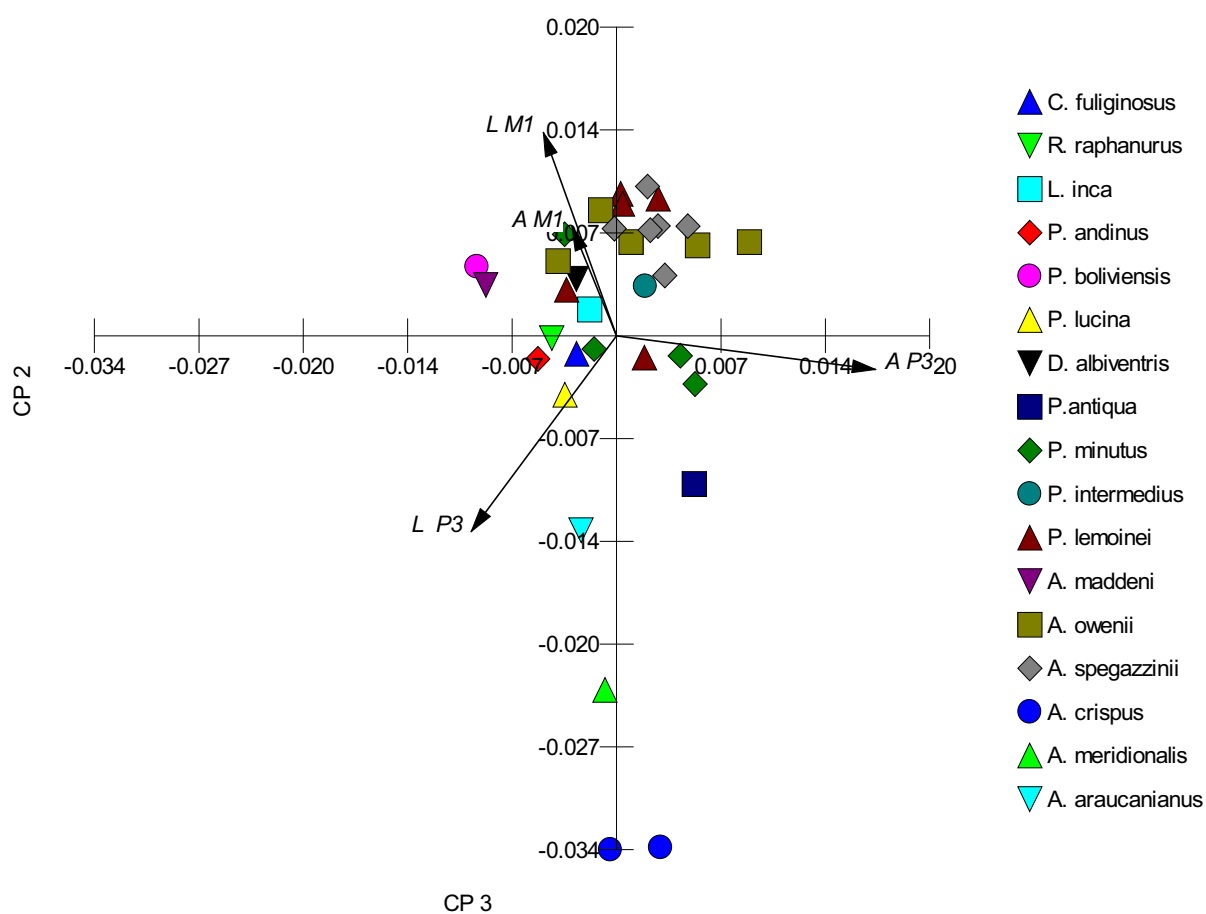


Gráfico 10



## ACP 5

Tabla 7a: matriz de correlación

	L m1	A trig. m1	L trig. m1	A tal. m1	L m2	A trig. m2	L trig. m2	A tal. m2
L m1	1							
A trig. m1	0.787	1						
L trig. m1	0.823	0.781	1					
A tal. m1	0.524	0.204	0.409	1				
L m2	-0.293	-0.706	-0.487	0.344	1			
A trig. m2	-0.026	-0.447	-0.183	0.665	0.846	1		
L trig. m2	-0.326	-0.697	-0.417	0.255	0.89	0.701	1	
A tal. m2	0.038	-0.375	-0.123	0.675	0.834	0.978	0.666	1

Tabla 7b

	Eigenvectores						
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7
Eigenvalores	0.005	0.002	0	0	0	0	0
Porcentaje	61.118	28.555	4.699	2.596	1.607	0.985	0.44
Porcentaje acumulado	61.118	89.673	94.372	96.968	98.574	99.56	100

Tabla 7c

Variables	Eigenvectores						
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7
L m1	0.264	0.345	-0.187	0.528	-0.246	-0.58	0.317
A trig. m1	0.43	0.124	-0.364	0.46	0.141	0.616	-0.236
L trig. m1	0.528	0.493	0.579	-0.293	-0.176	0.08	-0.138
A tal. m1	0.014	0.448	-0.357	-0.326	0.673	-0.287	-0.171
L m2	-0.478	0.369	-0.097	0.118	-0.417	-0.044	-0.66
L trig. m2	-0.431	0.32	0.502	0.45	0.416	0.187	0.222
A tal. m2	-0.228	0.427	-0.329	-0.318	-0.297	0.397	0.557

Gráfico 11

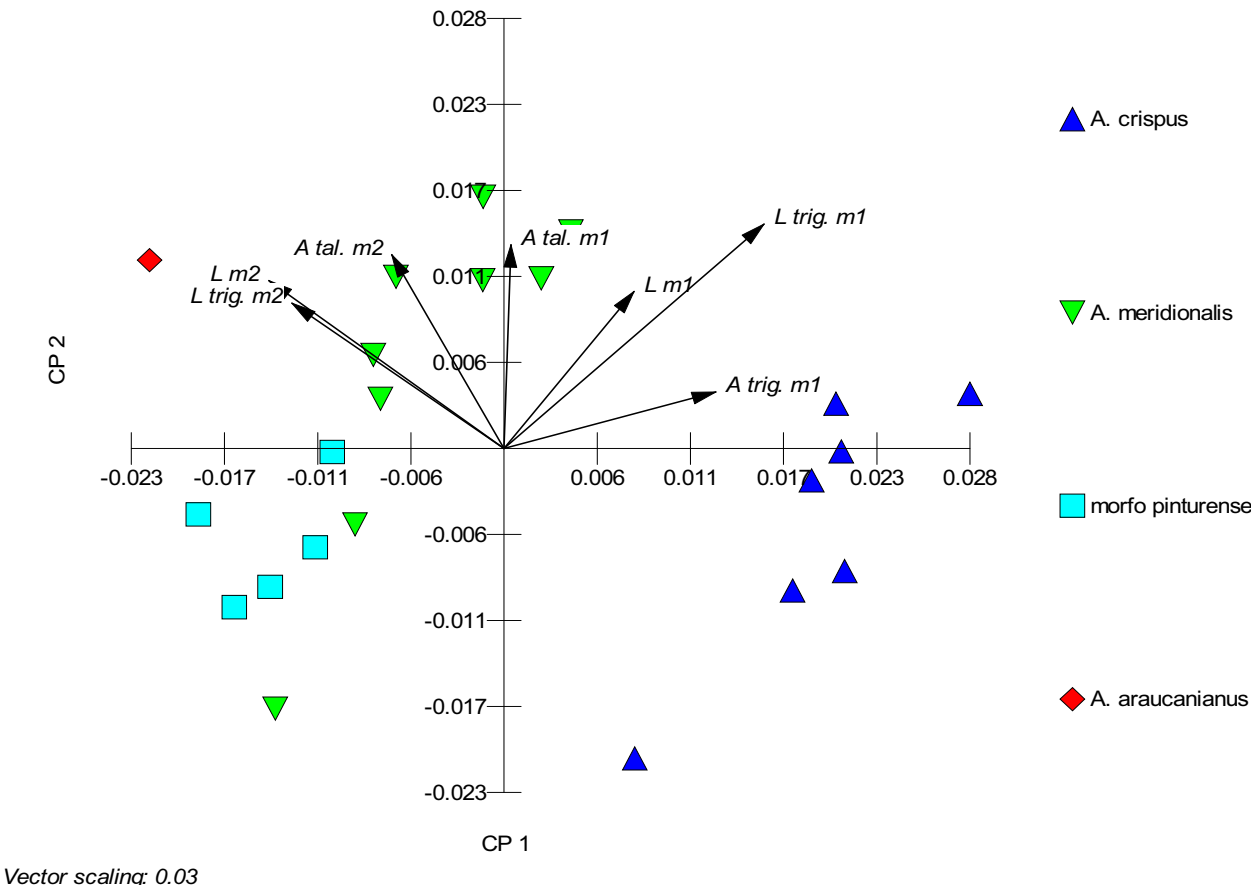
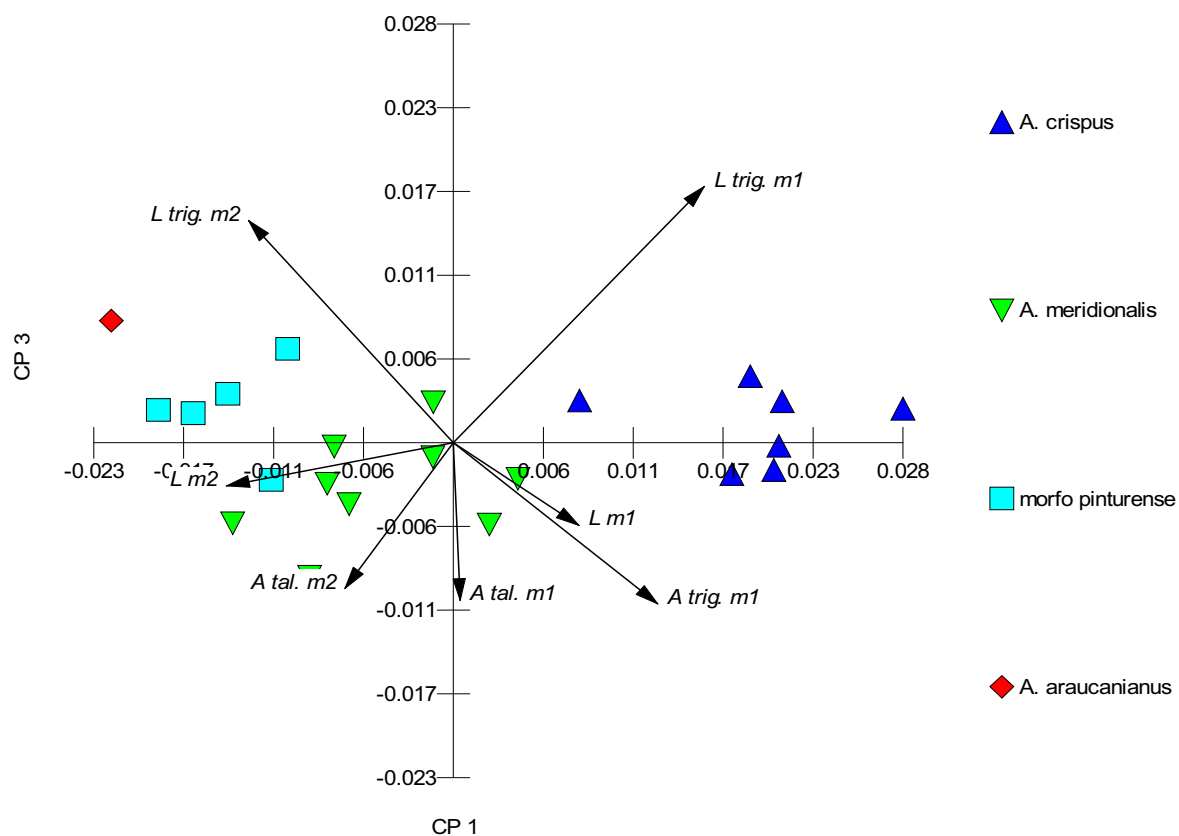


Gráfico 12



## ACP 6.

Tabla 8a: matriz de correlación

	L m2	A trig. m2	L trig. m2	A tal. m2	L m3	A trig. m3	L trig. m3	A tal. m3
L m2	1							
A trig. m2	0.727	1						
L trig. m2	0.83	0.517	1					
A tal. m2	0.782	0.926	0.567	1				
L m3	0.904	0.841	0.746	0.877	1			
A trig. m3	0.754	0.93	0.514	0.888	0.856	1		
L trig. m3	0.854	0.825	0.735	0.872	0.933	0.8	1	
A tal. m3	0.838	0.836	0.609	0.931	0.851	0.879	0.854	1

Tabla 8b.

	Eigenvectores				
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5
Eigenvalores	0.003	0	0	0	0
Porcentaje	81.938	11.792	3.278	1.983	1.009
Porcentaje acumulado	81.938	93.73	97.01	98.991	100

Tabla 8c

Variables

Variables	Eigenvectores				
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5
L m2	0.437	0.257	-0.31	-0.744	-0.306
A trig. m2	0.372	-0.423	-0.085	0.403	-0.717
L trig. m2	0.371	0.682	-0.313	0.532	0.127
A trig. m3	0.459	-0.535	-0.382	-0.001	0.598
L trig. m3	0.568	0.065	0.808	-0.038	0.139

Gráfico 13

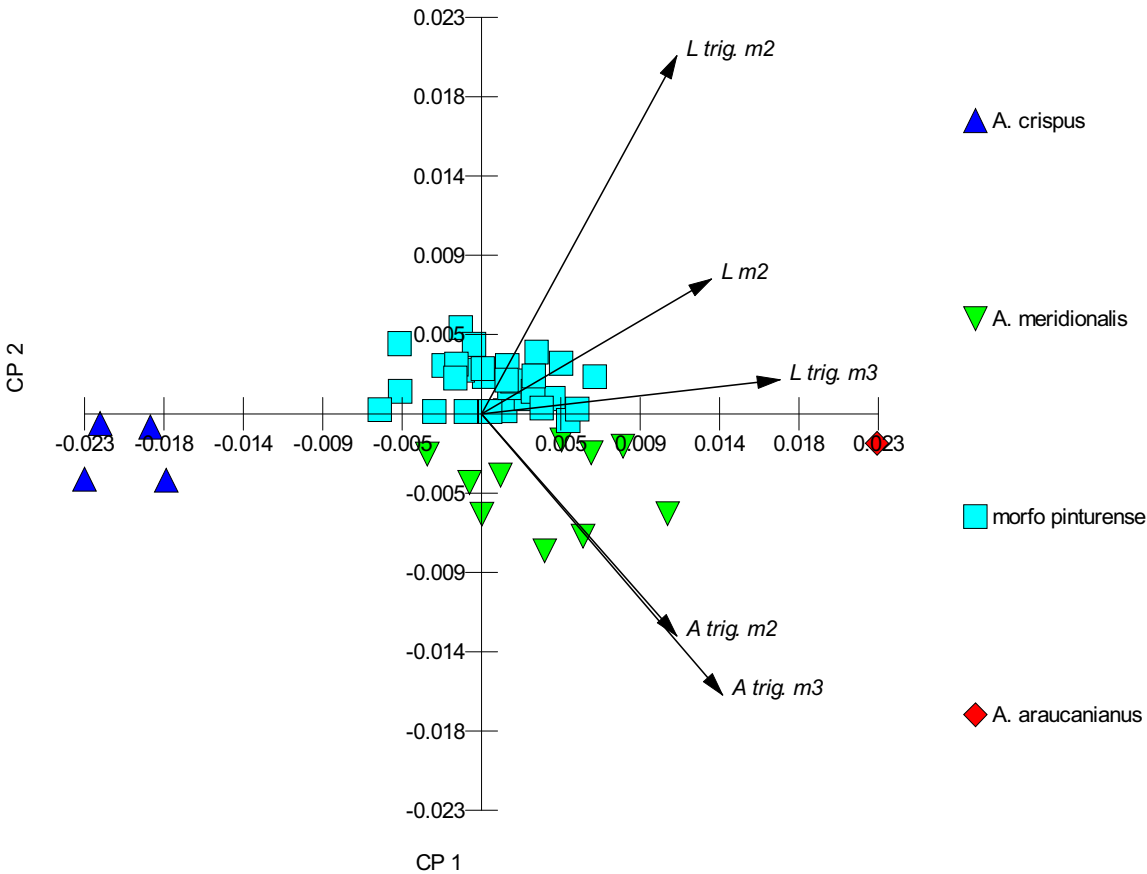
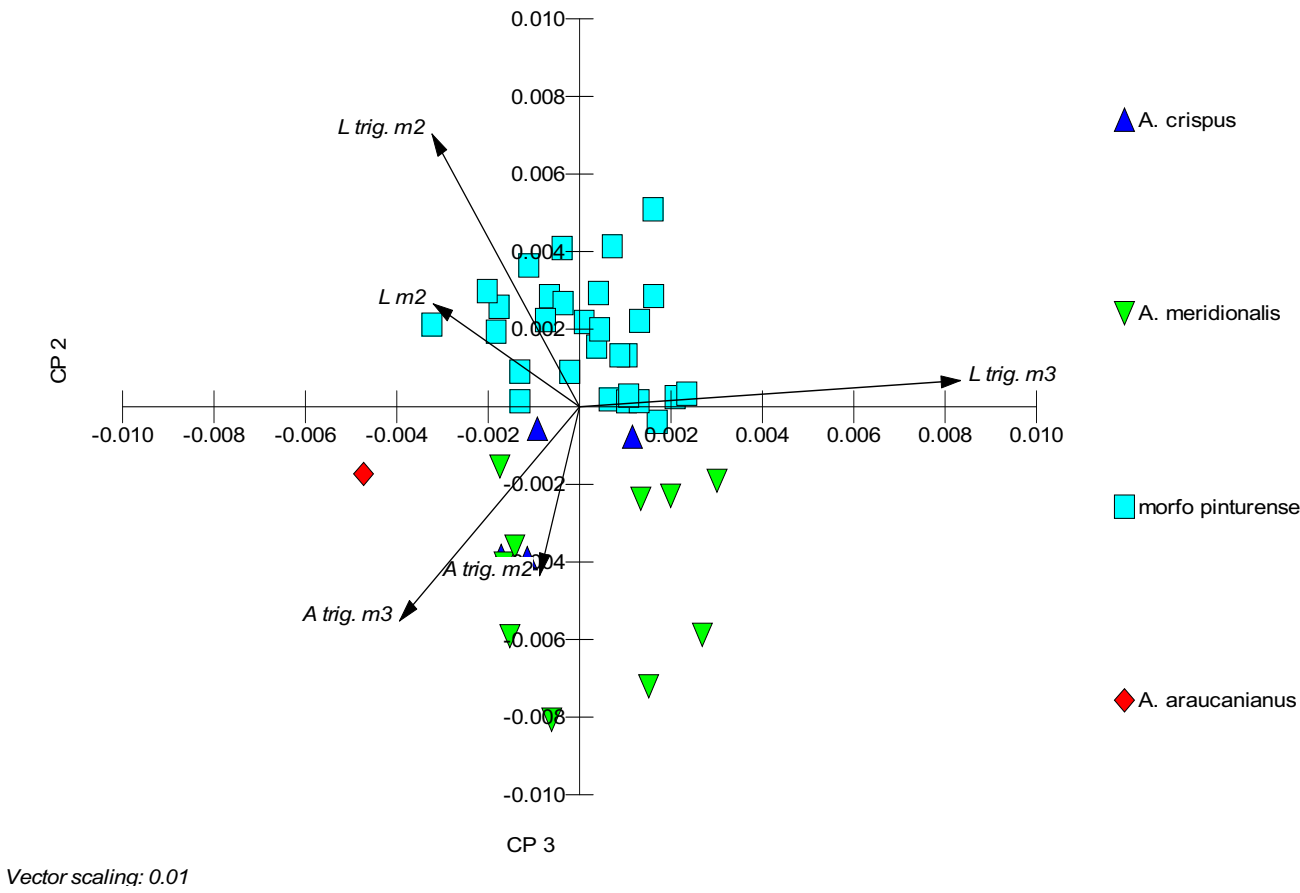


Gráfico 14



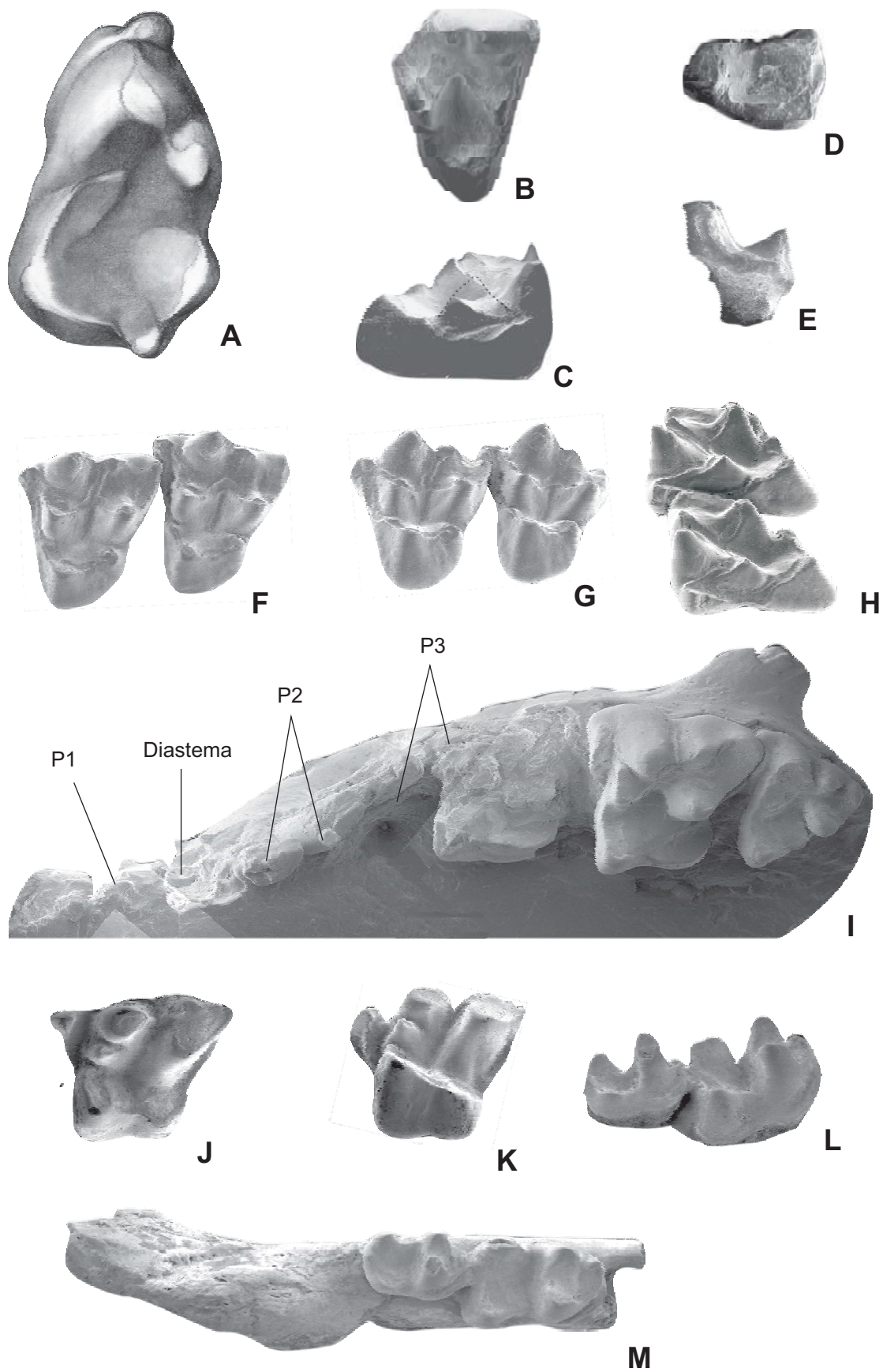
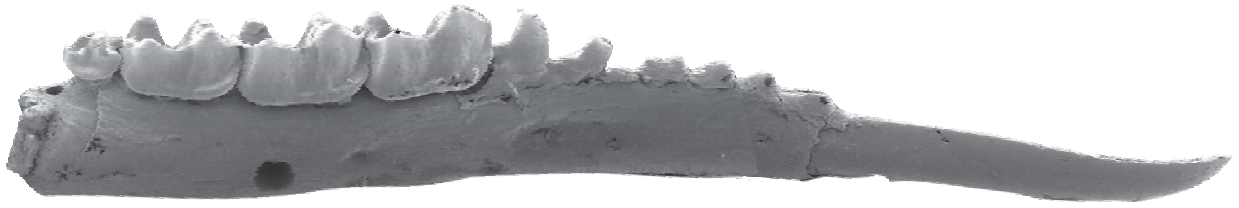
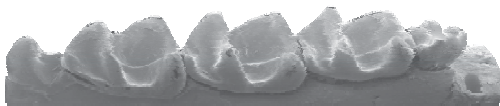


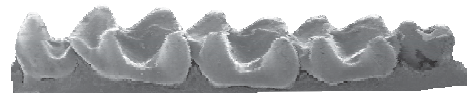
Lámina 1



A



B



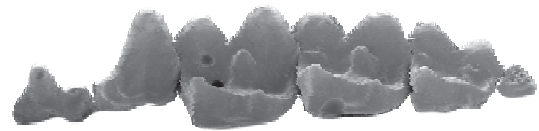
C



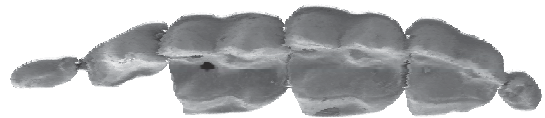
D



E



F



G



H

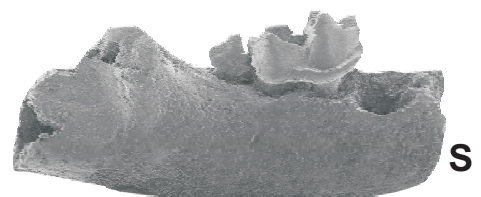
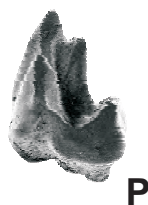
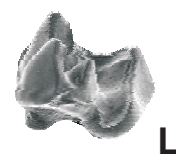
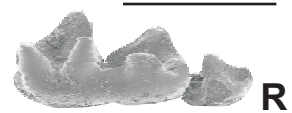
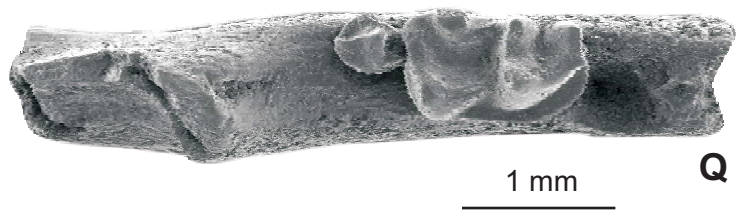
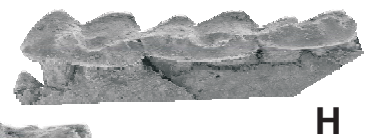
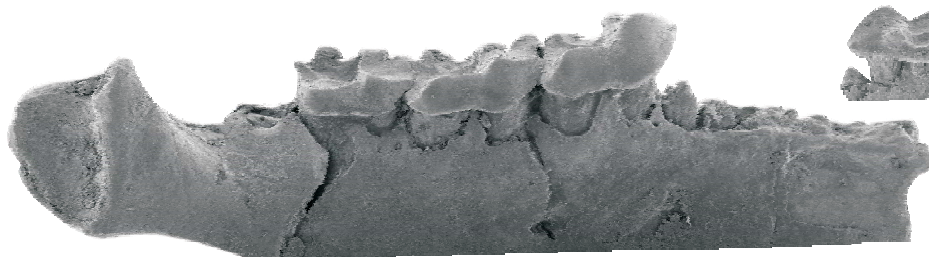
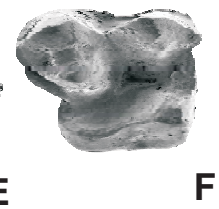
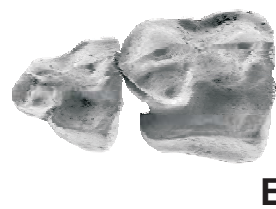
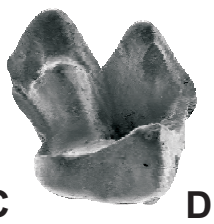
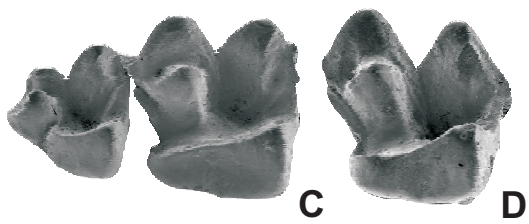
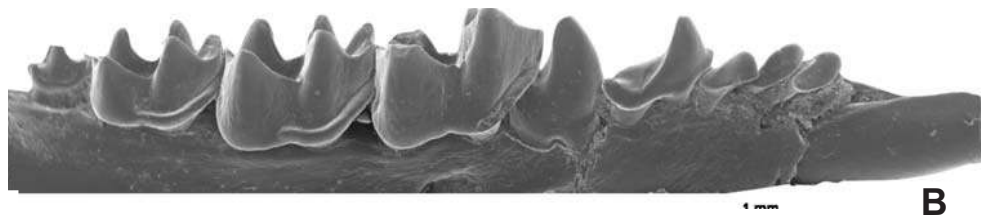


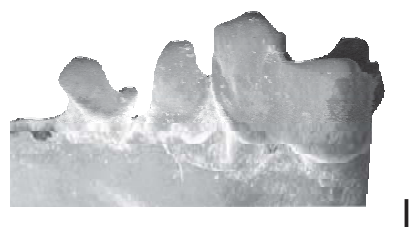
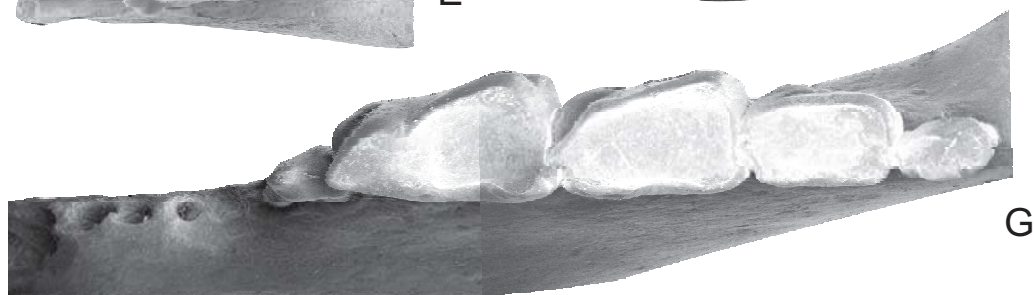
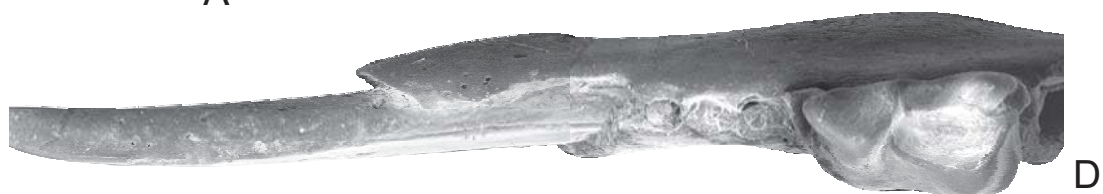
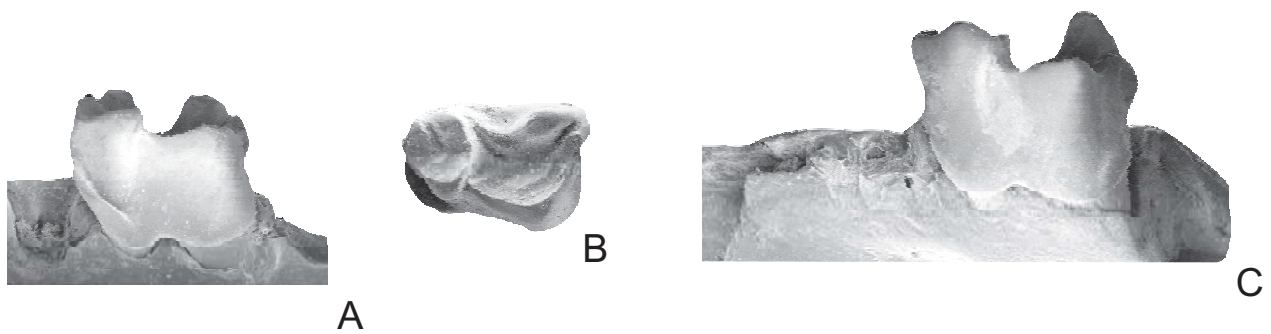
I

1 mm

Lámina 2







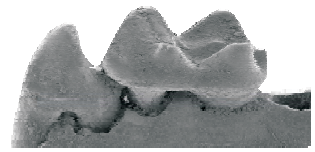
1 mm



A



C

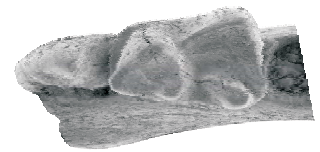


D

1 mm



B



E



F



G

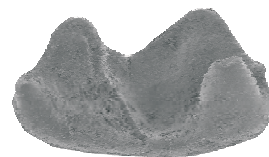


H



I

1 mm



J

1 mm

Lámina 5



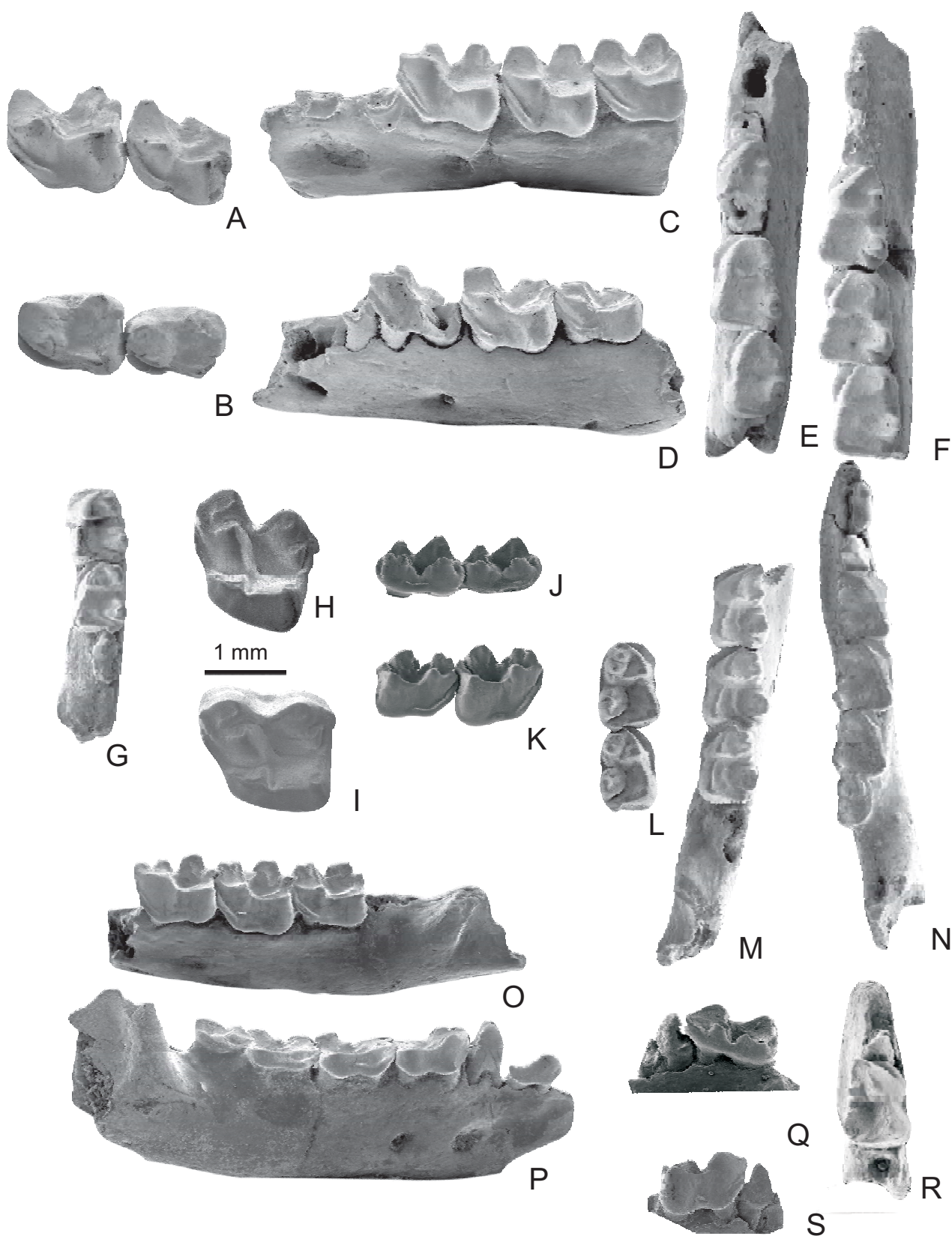


Lámina 6

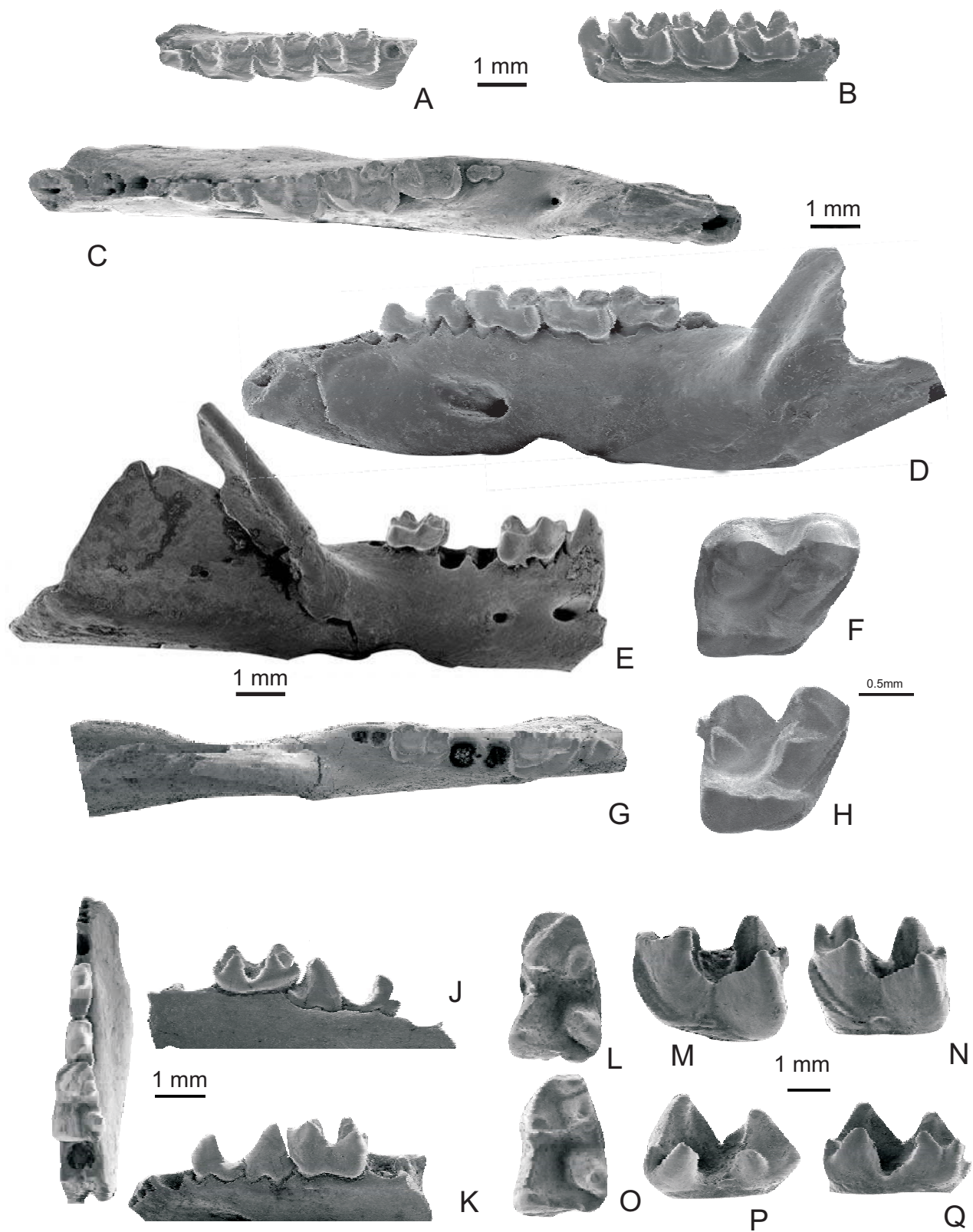


Lámina 7

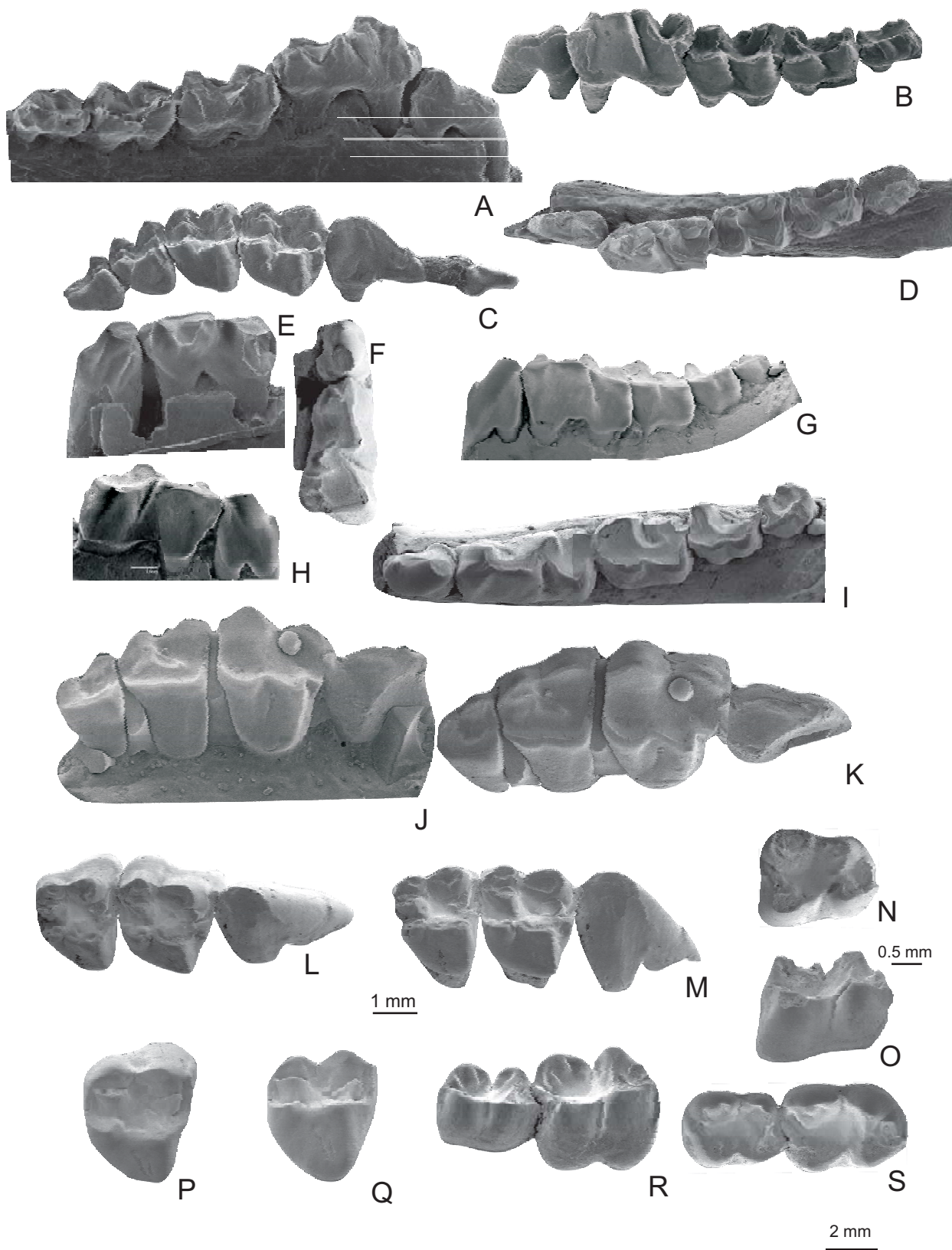
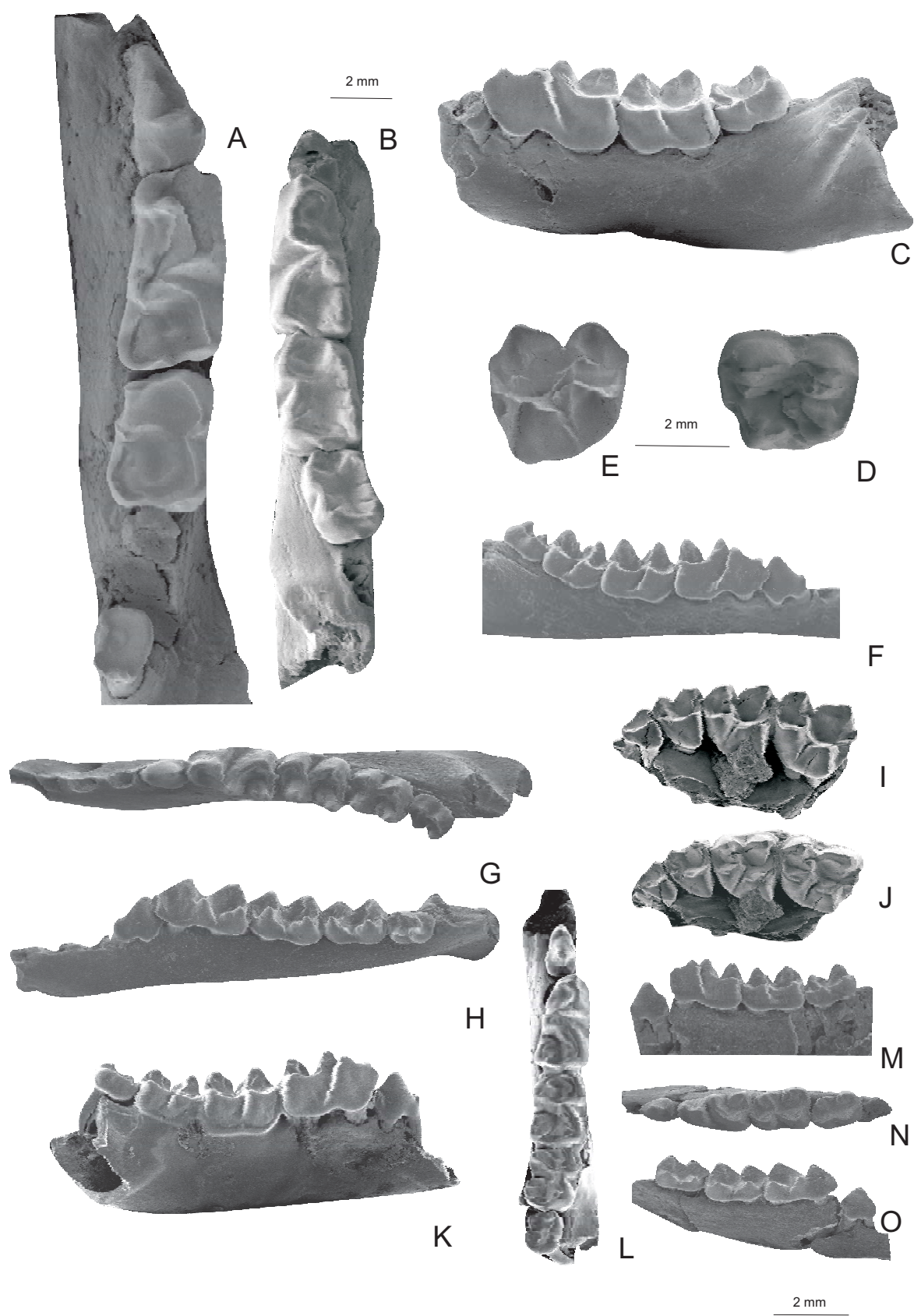


Lámina 8





Lamina 9

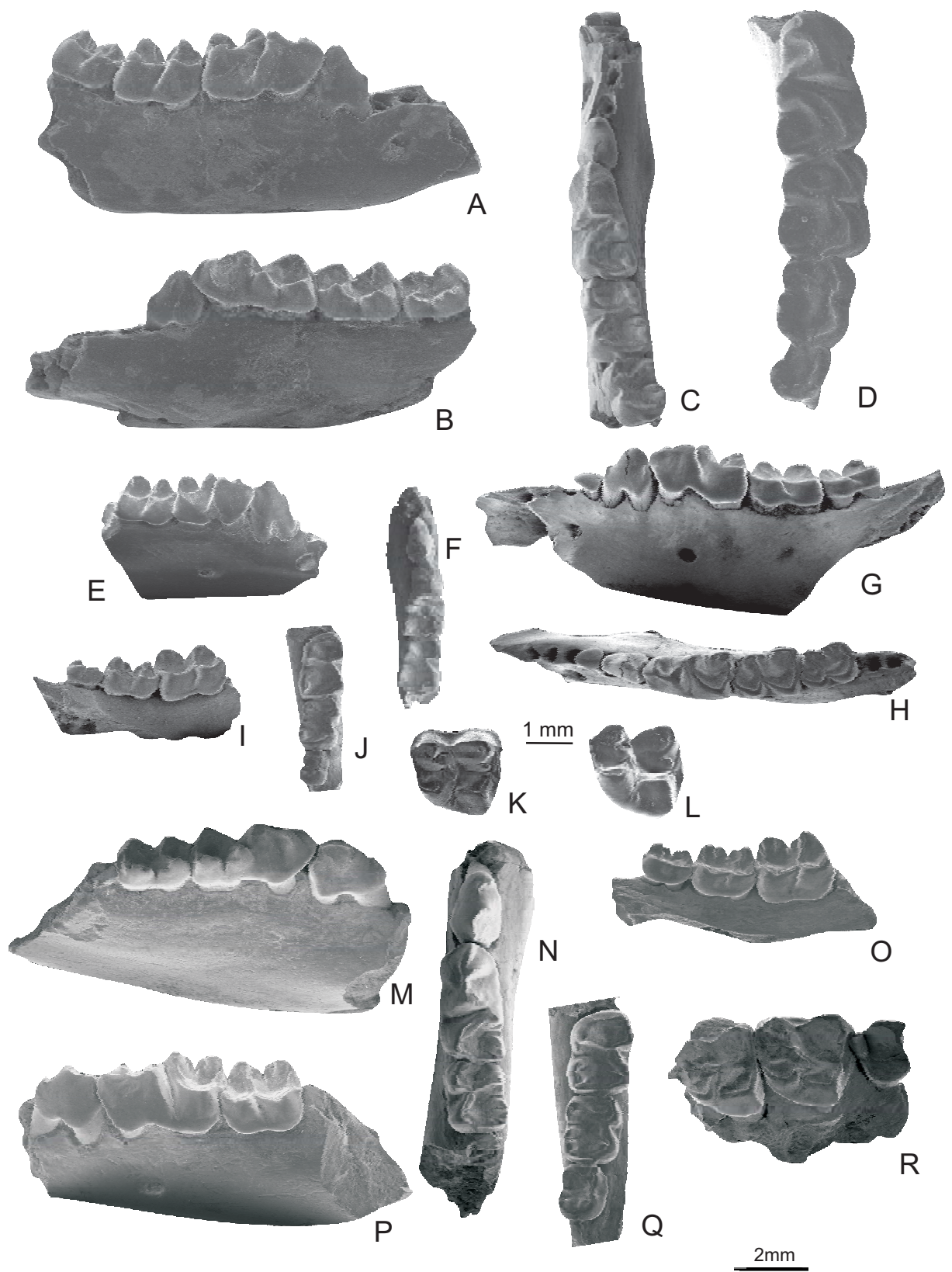


Lámina 10



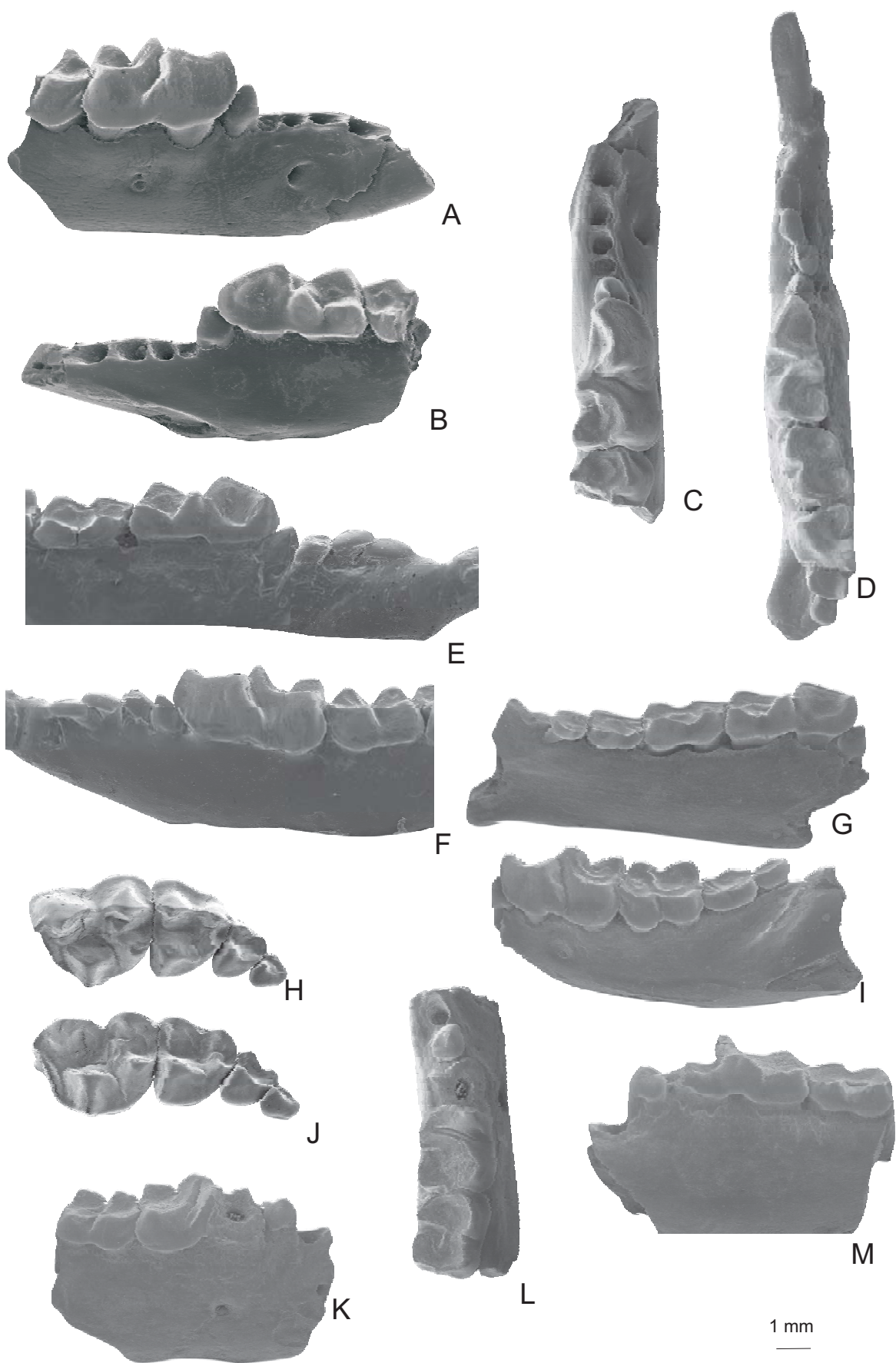


Lámina 11

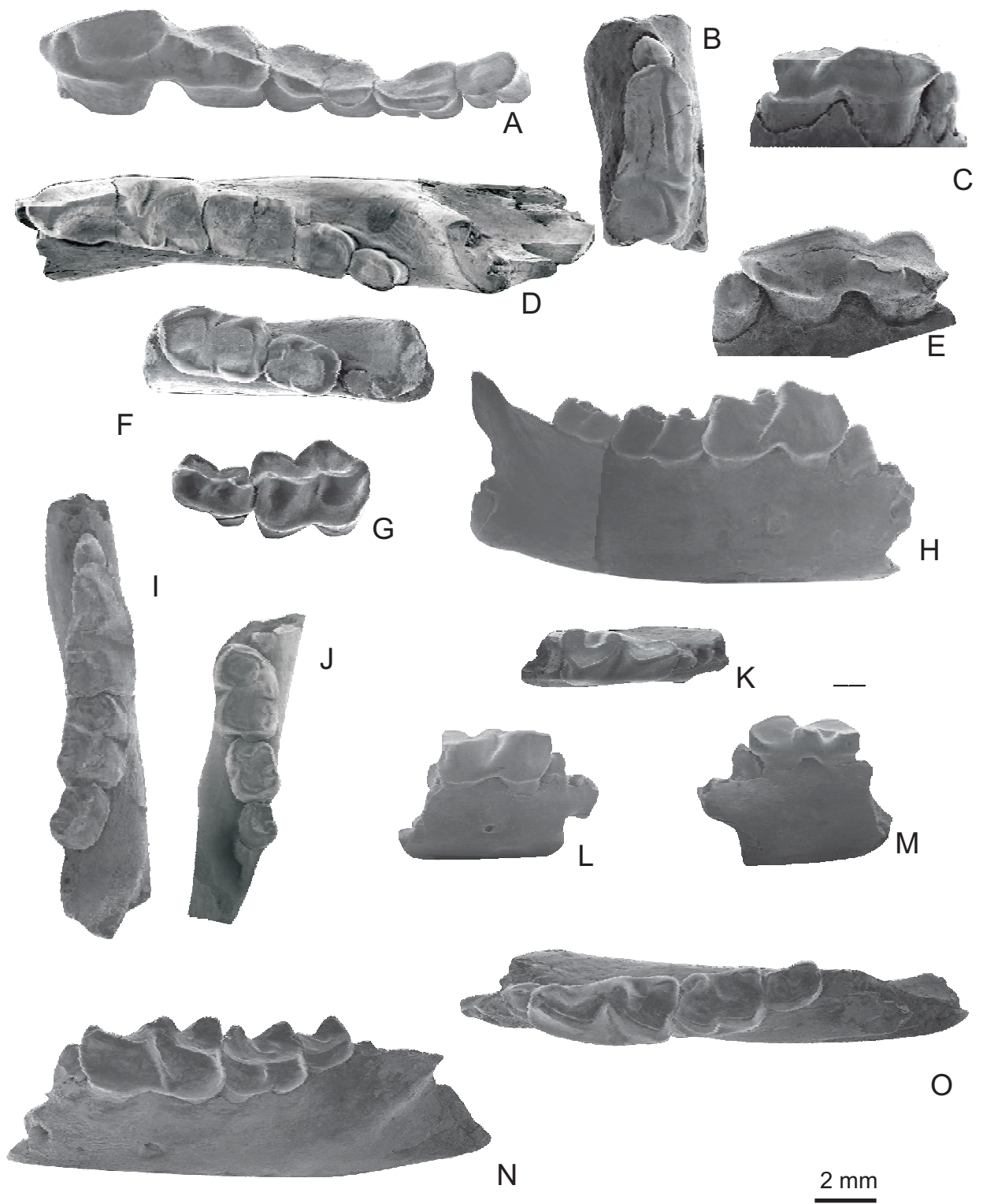
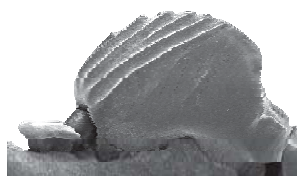
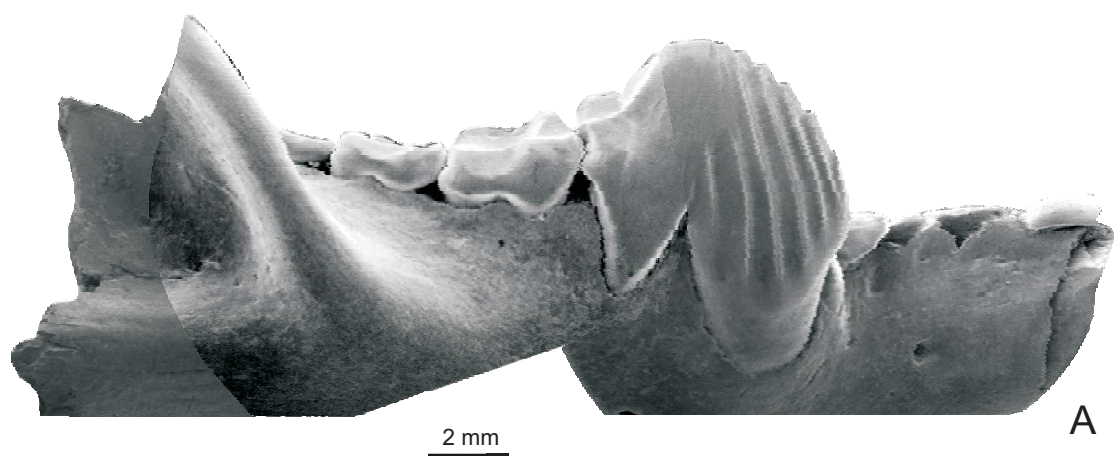


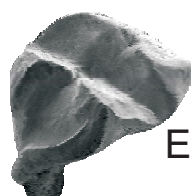
Lámina 12



C



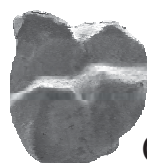
D



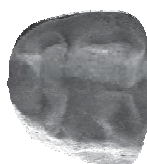
E



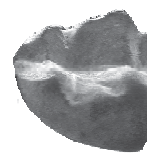
F



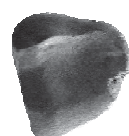
G



H



I



J

1 mm



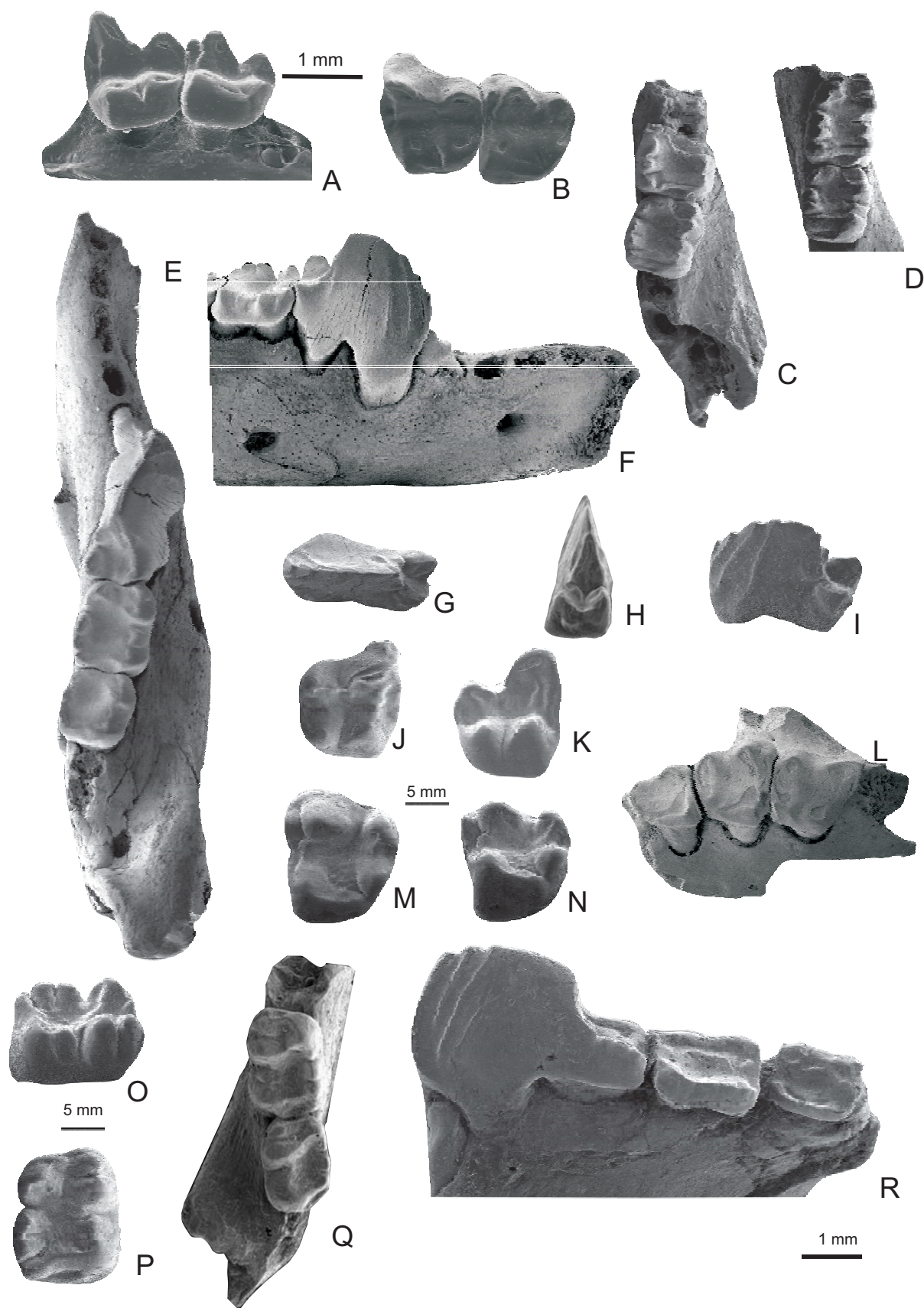


Lámina 14

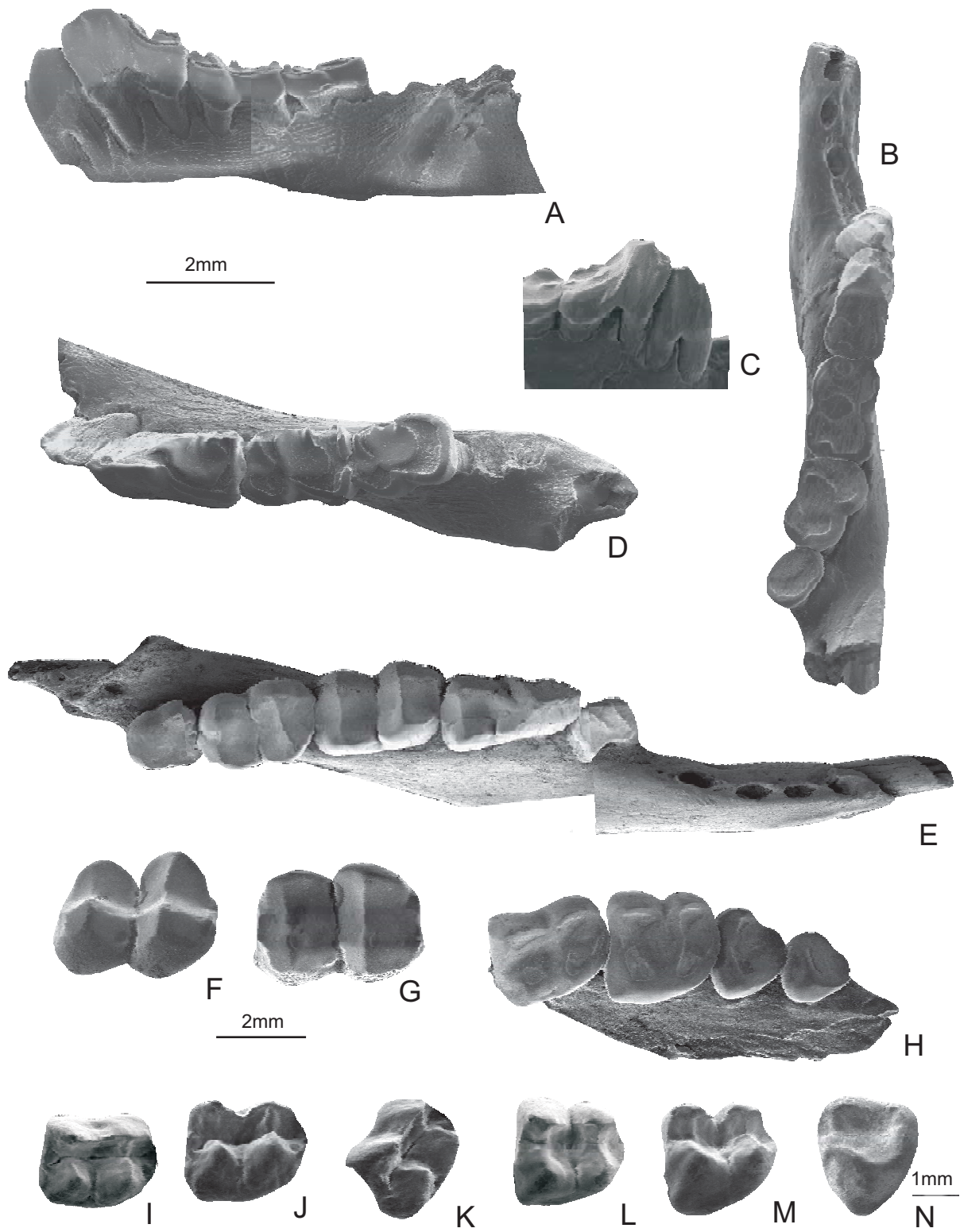


Lámina 15